

*На правах рукописи*



**ХОЛОД СЕРГЕЙ СЕРАФИМОВИЧ**

**СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА  
ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ**

03.02.08 – «Экология (в биологии)»

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук

Официальные оппоненты:

**Черосов Михаил Михайлович**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, заведующий лабораторией генезиса и экологии почвенно-растительного покрова, Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова», заведующий кафедрой экологии

**Телятников Михаил Юрьевич**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, главный научный сотрудник

**Черненкова Татьяна Владимировна**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, ведущий научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

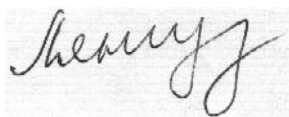
Защита состоится 31 мая 2017 г. в 14.00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

Тел. (812) 372-54-42, факс (812) 372-54-43, [dissovet.d00221102@binran.ru](mailto:dissovet.d00221102@binran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2017 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** За последние 25–30 лет был предложен ряд концепций, касающихся биологии и экологии тундровых экосистем, заложены основы синтаксономического подхода к изучению тундровой растительности. Эти новые материалы мало увязаны с существующими представлениями о растительном покрове Арктики как территориальной системе.

Приходится констатировать, что более или менее развитой системы представлений о структурах растительного покрова Арктики на разных иерархических уровнях не существует. В то же время, за эти годы наблюдалось бурное развитие синтаксономии в нашей стране, что потребовало пересмотра представлений о растительном покрове, традиционно составляющих предмет геоботаники и ботанической географии.

Для условий меняющегося климата Арктики и стремительно происходящей деградации мерзлоты необходимо было выявить тот элемент или кирпичик растительного покрова, который наиболее чутко реагирует на происходящие климатические изменения. Таким элементом является фитоценохора или территориальная единица растительного покрова (ТЕРП), изменения структуры которой во времени соизмеримы с возможностями оценки их одним исследователем на протяжении его жизни. Кроме того, фитоценохоры разных иерархических уровней представляют собой удобный объект или модель исследования влияния разных факторов среды на состав и структуру растительности. В такой модели возможно сочетание современных экологических и синтаксономических подходов с традиционными ботанико-географическими воззрениями на структуру и функции территориальных единиц растительности.

**Степень разработанности проблемы.** Представления о структуре растительного покрова в отечественной литературе сложились, преимущественно, при анализе данных из бореально-таежной, степной и пустынной зон растительности. Основной обобщающей работой в этом направлении до сих пор остается сводка С.А. Грибовой и Т.И. Исаченко (1972). Применительно к условиям Арктики эти представления были переработаны в ряде статей А.Е. Катенина и С.С. Холода, написанных в период 1980–1990-х гг. Определенный вклад в данную тематику внесли и зарубежные исследователи, работы которых 1970–1980-х гг. затронули, преимущественно, типологический аспект проблемы.

К настоящему времени остаются на уровне 1960–1970-х гг. воззрения на механизмы сложения и функционирования сложных территориальных образований, каковыми являются фитоценохоры. В то же время, более разработанными являются вопросы функционирования территориальных систем в почвоведении, особенно интенсивно развивается изучение процессов, происходящих в грунтах Арктики, в мерзловедении. Это требует соотнести имею-

щиеся данные по растительному покрову с данными и обобщениями, сделанными в смежных дисциплинах, «подтянуть» их до уровня этих последних. Особенно это касается представлений о механизмах функционирования абиотических и биокосных сред при изучении территориальных образований растительного покрова.

Важная предпосылка данной работы – интенсивное синтаксономическое изучение Арктики, позволяющее на аналитическом уровне рассмотреть такой показатель, как состав растительного покрова. Кроме того, быстрое развитие в последние десятилетия методов ординации растительности создает основу для рассмотрения экологического пространства фитоценохор.

**Цель исследования** – установление закономерностей состава, строения и экологических особенностей растительного покрова острова Врангеля.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Провести классификацию растительных сообществ.
2. Выявить основные факторы среды, определяющие варьирование растительности в пространстве ТЕРП.
3. Выявить ценотические элементы, «связывающие» фитоценохору в единое целое.
4. Провести классификацию ТЕРП.
5. Составить карту растительного покрова и на ее основе – корреляционную хионогеоботаническую карту.
6. Провести картографический анализ ТЕРП.
7. Осуществить зональное деление территории на основе синтаксонов и ТЕРП.

**Научная новизна и теоретическое значение работы.** Впервые для крупной островной территории, расположенной в Берингийской Арктике, выявлен синтаксономический состав (метод флористической классификации растительности), который явился основой изучения геоботанических и ботанико-географических закономерностей. Исследовано экологическое пространство фитоценохор, что является новым для условий Арктики. Изучена связь растительности со структурными грунтами (структурно-морфологическими типами) и процессами, происходящими в сезонно-талом слое (СТС). Предложена гипотеза формирования растительности в условиях интенсивных мерзлотных процессов. На основе прямого градиентного анализа и полупрямых методов ординации установлена связь растительности с абсолютной высотой над уровнем моря, мощностью снежного покрова, водозапасом, химическим составом почвенных горизонтов, увлажнением грунтов. Предложен метод, позволяющий рассматривать фитоценохору как единое целое – метод синузий и учитываемых звеньев фитоценохоры. Впервые для условий Арктики на основе сигма-синтаксономического подхода – с использованием критерия диагностической группы синтаксонов – проведена классифика-

ция территориальных единиц растительного покрова, а на ее основе создана карта растительности. Предложен алгоритм описания сигма-синтаксонов. Проведен анализ типологической контрастности фитоценохор с использованием иерархической синтаксономической схемы. На основе карты растительности выполнен картометрический анализ, позволивший дополнить данные об экологическом пространстве фитоценохор. Установлены основные типы структур растительного покрова, для разграничения которых наряду с признаком сопряженности-несопряженности элементов использован признак характера границ между ними. На основе диагностических групп синтаксонов и ряда других признаков (таксономическое разнообразие, широтно-географические группы растений, горизонтальная структура, проективное покрытие, надземная фитомасса сосудистых растений) впервые для острова Врангеля проведен анализ зонального деления и высотной поясности растительности. Впервые для Арктики проведен анализ зонального деления территории на основе диагностических групп сигма-синтаксонов, выявлены типы структур растительного покрова, дифференцирующие зональные категории.

**Практическое значение работы.** Полученные результаты могут быть использованы при оценке биологического разнообразия и составлении карт растительности других особо охраняемых природных территорий Арктики, при заложении сети площадок для целей долгосрочного мониторинга растительного покрова. Кроме того, результаты могут быть положены в основу курсов лекций в ВУЗах по специальностям «Гундроведение» и «Геоботаническое картографирование».

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Фитоценохора представляет собой гетерогенное многокомпонентное образование, в котором связь между факторами среды и растительностью носит, преимущественно, стохастический, и только в некоторых случаях – детерминистский характер.
2. В основе структур растительного покрова (от топографического до планетарного уровня) находится тип сообществ – синтаксон; на уровне мега-структур наряду с синтаксоном – сигма-синтаксон.
3. Каждая фитоценохора имеет свое экологическое пространство, в котором на острове Врангеля решающее значение имеют гидроклиматические параметры и химизм субстрата.
4. Целостность фитоценохор микро- и мезоуровня наряду с единым экологическим пространством определяется наличием одной или нескольких синузидий во всех элементах фитоценохор.
5. Возможны разные подходы к зональному делению территории: при использовании одной группы признаков решающее значение имеет иерархия зональных границ, другой

группы – объединение зональных вариантов «вопреки» зональной границе высокого ранга в две полосы – северную и южную.

**Апробация работы.** Основные положения и материалы диссертации доложены на российских и международных конференциях и совещаниях, в том числе: Всесоюзном совещании «Картография в эпоху НТР: теория, методы, практика» (Москва, 1987), Рабочем совещании по крупномасштабному картографированию растительности (Ленинград, 1989), Международном совещании «Принципы и методы экологического картографирования (Пушино, 1991), международном симпозиуме «State of the Environment and Environmental Monitoring in Northern Fennoscandia and the Kola Peninsula» (Рованиemi, Финляндия, 1992), Рабочем совещании «Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop» (Санкт-Петербург, 1994), II (X) Съезде Русского Ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998), Рабочем совещании «Fourth international circumpolar arctic vegetation mapping workshop» (Москва, 2001), XI и XII Перфильевских научных чтениях (Архангельск, 2007, 2012), Всероссийской научной конференции с международным участием «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011), II (X) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2012), Второй всероссийской научной конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана» (Сыктывкар, 2013), XIII Съезде Русского Ботанического общества (Тольятти, 2013), Международной научной конференции «Растительность Восточной Европы и Северной Азии» (Брянск, 2014), V Всероссийской геоботанической школе-конференции с международным участием (Санкт-Петербург, 2015), Международной научной конференции «Современные фундаментальные проблемы классификации растительности» (Ялта, 2016), заседаниях секции флоры и растительности Русского Ботанического общества, научных семинарах Отдела геоботаники и Лаборатории географии и картографии растительности БИН РАН.

**Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами.** Работа была выполнена в соответствии с плановыми заданиями Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН: «Региональная дифференциация растительного покрова и ее картографический анализ» (2001–2010 гг., № 01 200 2 03796), «Исследование структуры и динамики растительного покрова с использованием картографического подхода» (2011–2013 гг., № 01 201 1 60366), «Исследование пространственной организации растительного покрова и его картографирование» (2014–2016 гг., № 01 201 4 58546), при поддержке грантов РФФИ: «Анализ хорологии видов и сообществ в связи с задачами широтно-зональной типологии и оценкой климатогенной динамики растительного покрова Арктики» (2010–2012 гг., № 10-04-01114а, рук. Н.В. Матвеева), программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (рук. Н.В. Матвеева), а также в соот-

ветствии с плановыми темами и при финансовой поддержке государственного природного заповедника «Остров Врангеля».

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 64 работы, из них 26 – публикации в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК, в том числе 4 работы, индексируемые в базах данных Web of Sciences и Scopus.

**Личный вклад автора.** Сбор основной части геоботанических описаний осуществлен автором работы. При создании карты растительности, кроме собственных материалов автора, были использованы описания, сделанные сотрудниками заповедника «Остров Врангеля» В.А. Штриком и Т.В. Ковалевой. Автору были предоставлены материалы обработки данных по химическому составу почв на профиле, отбор проб на котором осуществляли Б.А. Юрцев, Т.Г. Полозова, Н.А. Секретарева, а также автор данной работы. Анализ химического состава почв выполнен в почвенно-экологической группе БИН РАН под руководством В.Д. Друзиной. Укосы на пробных площадях производились В.Д. Казьминым, им же была произведена первичная обработка данных с получением величин фитомассы по отдельным видам. В составе полевого отряда автор планировал работы по сбору и последующей обработке материалов. Постановка цели и задач этой работы, выбор методов обработки полученных материалов, интерпретация полученных данных осуществлены автором.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из Введения, 8 глав, Заключение, Выводов, Списка сокращений, Списка литературы и 6 Приложений. Общий объем диссертации 516 страниц, включая 82 рисунка, 54 таблицы и Списка литературы, насчитывающего 794 наименования, из которых 184 – на иностранных языках.

**Благодарности.** Хочу выразить слова глубокой благодарности моим учителям – В.Д. Александровой, А.Е. Катенину, Б.А. Юрцеву. На протяжении многих лет всемерную поддержку мне оказывала Н.В. Матвеева, взявшая на себя труд редактирования моих работ. Неоценимую помощь в определении гербарных сборов в течение многих лет мне оказывали сотрудники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН – В.В. Петровский, Н.А. Секретарева, О.М. Афолина, А.А. Добрыш, М.П. Журбенко, Е.О. Кузьмина, а также сотрудник Института биологии Карельского научного центра РАН А.И. Максимов. С самого начала работ в заповеднике мы, сотрудники полевого отряда, пользовались поддержкой руководства заповедника: Л.Ф. Сташкевича, А.В. Сухова, Д.Н. Ковалева, Л.Л. Бове, А.Р. Груздева, А.И. Пуляева, Н.Г. Овсяникова, М.С. Стишова, В.В. Баранюка. Самые теплые слова хочется сказать сотрудникам заповедника, которые в течение многих лет обеспечивали техническую помощь полемому отряду, а также сотрудникам отряда, с которыми автор работал в разные годы. В процессе работы над диссертацией автор пользовался консультациями д.б.н. проф. В.И. Василевича, д.б.н. В.Г. Горшкова, д.б.н. Н.И. Ставровой, которым автор выражает ис-

кренную признательность. Я благодарен сотрудникам Лаборатории географии и картографии растительности БИН РАН за постоянную поддержку, Т.Г. Полозовой, консультациями которой автор пользовался в течение всего периода работы на острове Врангеля, Б.Б. Намзалову, С.В. Осипову, М.М. Черосову, А.Ю. Королюку, А.Н. Полежаеву, И.А. Лавриненко, с которыми в разные годы обсуждались проблемы, поднятые в данной работе, Е.А. Волковой, В.Н. Храмцову, Т.К. Юрковской, И.Н. Сафроновой, В.Ю. Разживину, Т.И. Казанцевой, Н.В. Алексеевой-Поповой, И.Б. Кучерову, Е.О. Головиной за обсуждение отдельных глав этой работы, Е.А. Волковой, В.Н. Храмцову за ценные советы при подготовке к публикации карты растительности, М.В. Гаврило, благодаря посредничеству которой была опубликована карта растительности заповедника, И.Б. Кучерову, Т.К. Юрковской, О.В. Галаниной, предоставившими автору возможность ознакомиться с рядом иностранных изданий, Н.П. Снитко, Г.А. Тюсову, оказавшими помощь в оформлении иллюстраций.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### **Глава 1. Структура растительного покрова (обзор современного состояния проблемы)**

**1.1. Исторические и современные предпосылки становления понятия.** Структура растительного покрова – сложная, многокомпонентная и иерархически соподчиненная категория (Сочава, 1972). Она включает микро- мезо- и макрофитоценохоры (соответственно, микро- мезо- и макрокомбинации) (Грибова, Исаченко, 1972; Сочава, 1979) или ТЕРП разного иерархического ранга (рис. 1). Становление понятия структуры растительного покрова происходило одновременно в России (Алехин, 1924; Рачковская, 1963; Грибова, Исаченко, 1972; Паянская-Гвоздева, 1990; Прокопьев, 2012) и за рубежом (Braun-Blanquet, 1928; de Volòs, 1963; Вальтер, 1982; Géhu, 1986). Для растительности тундровой зоны важной вехой в этом направлении явилась работа А.Е. Катенина (1988), в которой систематизированы представления о типах структур растительного покрова, их экологии, динамике и геометрических параметрах. За рубежом гетерогенная (комплексная) растительность связывается, в основном, с динамическими процессами и установлением потенциальной растительности (Braun-Blanquet, 1964; Шмитхюзен, 1966; Rivas-Martinez, 1976; Géhu, 1977, 1986; Medwecka-Kornaś, 1981; Anseau, Grandtner, 1990). Важное значение для становления понятия структуры растительного покрова имеют представления о синузиях и эгрессионно-ингрессионных рядах (Миняев, 1963), интегральной ценотической системе (Нурин, 1987), эволюционно-динамических процессах на катенах и в биогеоценохорах (Стебаев, 1976; Пивоварова, Стебаев, 1990; Стебаев, Пивоварова, 1992; Мордкович и др., 1985).

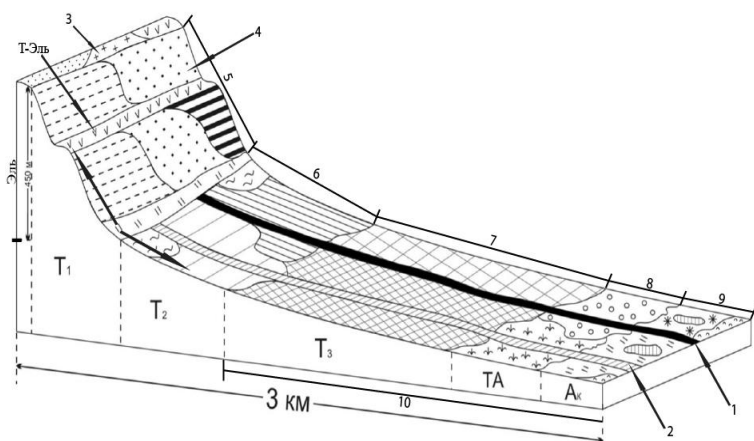


Рис. 1. – Сложная фитоценохора горного склона.

Синтаксоны (указаны выборочно): 1 – асс. *Caricetum stantis*, 2 – асс. *Meesio triquetris*—

*Caricetum stantis* вик. *Warnstorfia sarmentosa*, типы структур, фитоценохоры разных уровней сложности: 3 – прекомплекс полигонального типа, 4 – преташет ступенчатого типа, 5 – мозаика ступенчатого типа, 6 – экологический ряд по фактору нивальности (1-го уровня сложности); 7 – комплекс полигонального типа, 8 – прекомплекс куртинно-пятнистого типа, 9 – прекомплекс полигонального типа, 10 – вариация по факторам увлажнения и гранулометрического состава; позиции в ландшафте (местоположения) в системе стоково-геохимической серии: Эль – элювиальная, Т-Эль – транзитно-элювиальная, Т<sub>1</sub> – транзитная верхняя, Т<sub>2</sub> – транзитная средняя, Т<sub>3</sub> – транзитная нижняя, ТА – транзитно-аккумулятивная, Ак – аккумулятивная. Жирные стрелки – экологические градиенты (нивальности и увлажнения) в зоне перехода от денудационного склона к аккумулятивному. Указаны относительная высота денудационного склона и общее горизонтальное протяжение фитоценохоры

**1.2. Типология фитоценохор – узловая проблема направления.** Дан обзор публикаций отечественных и иностранных авторов по проблеме классификации фитоценохор. В российских работах (Рачковская, 1963; Гуричева, 1965; Александрова, 1977; Мельцер, 1980; Прокопьев, 1984, 2012) основное внимание уделяется вопросам типологии структур разного ранга. В зарубежных работах акцент делается на установлении синтаксономической принадлежности элемента фитоценохоры (комплекса в широком смысле слова), а типология последних базируется на их синтаксономическом составе. В основу типологии положена табличная обработка сигма-описаний (фитоценохор) с выявлением диагностических групп синтаксонов. Это направление в науке о растительности – сигма-синтаксономия – развивается зарубежными фитоценологами более 40 лет (Tüxen, 1973, 1978, 1979; Béguin, Hegg, 1975; Géhu, 1977, 1978, 1986, 1991; Rivas-Martínez, 1985, 2005; Costa, 1986; Theurillat, 1992; Decocq, 2000; Pedrotti, Gafta, 2003; Cristea et al., 2015). Данный подход был воспринят рядом российских исследователей (Гоголева и др., 1987; Наумова и др., 1987; Голуб, Чорбадзе, 1991). До настоящего времени в этом направлении остается ряд нерешенных проблем, в частности, это

– критерии выявления фитоценозов в природе, номенклатурный тип и номенклатура сигма-синтаксонов и ряд других.

**1.3. Экологическое пространство фитоценозов.** В ряде работ российских и зарубежных исследователей (Заугольнова, 1999а, б, 2001; Оценка..., 2000; Ермаков, Алсынбаев, 2004; Королук и др., 2005; Платонова, Лантраторова, 2011; Solonetal., 2007) рассматривается экологическое пространство фитоценозы, для исследования которого применены методы как прямого градиентного анализа, так и непрямого ординации растительности (метод главных компонент, анализ соответствий с удаленным трендом, неметрическое шкалирование). Применение методов непрямого ординации позволяет установить приблизительное количество основных факторов среды, определяющих дифференциацию растительности в фитоценозе, и вклад каждого из них в эту дифференциацию.

**1.4. Структура растительного покрова и картографирование.** Концепция структуры растительного покрова положена в основу многих крупномасштабных карт растительности (Грибова, Исаченко, 1972; Сочава, 1979; Юрковская, 1992). В мелкомасштабном картографировании нашли отражение категории сочетаний, экологических рядов и серий (Карта растительности степной части Казахского мелкосопочника..., 1975; Карта растительности европейской части СССР..., 1979; Валуцкий, Лапшина, 2002). В ряде зарубежных карт использованы категории теселы (Rivas-Martinez, 1987; Pedrotti, 1996; Costaetal., 1998), комплексов (Raynoldsetal., 2005). Карты растительности представляют собой образно-знаковую геоинформационную модель (Берлянт, 1993), открывающую возможность ее дальнейших преобразований. Так, перевод карты в математико-статистическую модель позволяет на основе теоретических функций, описывающих связь растительности с рельефом, температурой почвы, радиационным индексом сухости и другими параметрами, составить прогнозные карты (Жуков и др., 1980; Червяков и др., 2005; Парфенова, Чебакова, 2000; Яковлева, 2010; Коломыц, Шарая, 2012; Pfefferetal., 2003). Одним из вариантов картографической модели являются фитоэкологические карты (Букс, 1976; Госсен, 1976; Корреляционная ..., 1977; Озанда, 1983, 1997; Мельцер, 1999; Огарь, Рачковская, 1999; Зазанашвили, 1991; Ильина, 1991; Мяло, Горяинова, 1991; Федорова и др., 1991; Biondi, 1994), которые тесно связаны с геоботаническими картами (Карамышева, Федорова, 1990) и картами функций растительного покрова (Н.Н. Лавренко, 1990; Волкова, Федорова, 1995).

**1.5. Среда тундровой зоны как условие дифференциации растительности.** Приведены основные работы, в которых показана связь растительности тундр (в том числе горных) и полярных пустынь со снежным покровом (Толмачев, 1939; Тихомиров, 1956; Горчаковский, 1975; Сочава, 1980; Баландин, Разживин, 1980; Горчаковский, Шиятов, 1985; Юрцев,

Кучеров, 1993; Матвеева, 2002), мерзлотными формами рельефа (Городков, 1958; Александрова, 1963, 1971; Караваева и Полтева, 1967; Тыртиков, 1979; Матвеева, 1979, 1998; Чернов, Матвеева, 1979; Геофизика..., 1987). Весьма важными для познания дифференциации растительности тундр являются данные о влиянии на растительность химизма субстрата. К настоящему времени проведены исследования, касающиеся проблемы кальцефитной и серпентинитовой растительности (Игошина, 1966; Алексеева-Попова, 2011), дан анализ флористического состава и богатства локальных флор на кислых, карбонатных и ультраосновных горных породах (Дроздова, Юрцев, 1995; Юрцев и др., 2001; Юрцев и др., 2004), выявлены различия в видовом составе сосудистых растений, богатстве ценофлор на основных и ультраосновных горных породах, а также особенности энтопического и высотно-поясного распределения сообществ в горных тундрах (Катаева, Холод, 2005; Холод, 2006; Холод, 2007), исследованы почвы и почвообразующие породы острова Врангеля (Оганесян, Сусекова, 1993, 1994).

**1.6. Мегаструктуры растительного покрова.** Зональные категории растительного покрова рассматриваются в данной работе как мегаструктуры (Виноградов, 1998), а инструментом их анализа являются синтаксоны классификации. Такой подход использован в характеристике ботанико-географических единиц (Ellenberg, 1974; Hundt, 1978), при зональном и высотно-поясном делении Арктики (Elvebakk, 1985; Daniëls at al., 2000; Sieg at al., 2006). Для целей зонального деления территории возможно использование сигма-синтаксонов и типов структур растительного покрова: существенный вклад в последний из этих подходов (применительно к почвенному покрову) внесли почвоведы (Неуструев, 1977; Ливеровский, 1987), в науке о растительности здесь сделаны только первые шаги (Полежаев, 2009).

## **Глава 2. Районы, объекты и методы исследования**

**2.1. Районы исследования.** Работа выполнена на территории острова Врангеля, который является государственным заповедником. Остров расположен между 70° 48' и 71° 35' с. ш. и 178° 36' в. д. и 177° 27' з. д., на границе Восточно-Сибирского и Чукотского морей, площадь его – 7900 км<sup>2</sup>. В главе дается характеристика геологического и геоморфологического строения, почв, климата; рассматривается опыт физико-географического районирования территории и положение в системе зонального деления. К настоящему времени здесь выявлено 415 таксонов сосудистых растений (Арктические..., 1994), 237 – мхов, 87 – печеночников (Афоница, 2000), 309 – лишайников (Добрыш, 2000). Основная часть острова относится к подзоне арктических тундр.

**2.2. Объекты исследования.** Объектом исследования явился растительный покров острова Врангеля. В процессе полевых работ было выполнено 1100 геоботанических описаний на пробных площадях и описано 476 конкретных фитоценохор.

**2.3. Методы исследования.** Базовое понятие данного исследования – фитоценохора, которая в данной работе соответствует гетерогенной ТЕРП. Фитоценохора состоит из элементов: фитоценозов (сообществ), или разреженных группировок. Элемент фитоценохоры соответствует элементарному гомогенному ареалу (ЭГА) В.Б. Сочавы (1972).

Классификация растительности острова Врангеля проведена методом Браун-Бланке (Becking, 1957; Westhoff, Maarel, 1973; Баркман, 1991). Методика выявления характерных видов принята по работе V. Westhoff и E. van der Maarel (1973). В число характерных не включены виды, имеющие значение постоянства I и менее.

В данной работе, следуя Л.Г. Раменскому (1971), мы различаем категории «местообитание» и «местоположение». Местоположение включает в себя параметры рельефа, подстилающих и почвообразующих пород, особенностей увлажнения грунтов, окружения другими энтопиями. Для исследования экологического пространства фитоценохор использовано 3 группы методов. Первая группа – прямой градиентный анализ, основанный на измерении параметров снежного покрова и мерзлотных форм рельефа, и аналитических характеристиках почв. Вторая группа – полупрямые методы (Миркин, 1985) – включает экологические шкалы, построенные по методу Л.Г. Раменского (1971). В настоящей работе построена шкала почвенного увлажнения и проведен ее статистический анализ с расчетом силы влияния фактора ( $\eta^2$ ), средневзвешенной напряженности фактора ( $X_j$ ), характеризующей экологический оптимум распределения вида, показателя эвритопности вида ( $H_j$ ). Осуществлена процедура выравнивания с последующей выбраковкой видов, показавших высокие величины потери силы влияния фактора ( $d$ ). Положение синтаксона на ординационной схеме рассчитывали на основе среднего из положения каждого сообщества ( $Y_j$ ) и величины стандартного отклонения ( $\pm \sigma$ ). Третья группа – не прямые методы (анализ главных компонент) – использован для предварительного определения числа экологических факторов в сигма-синтаксонах и их интерпретации. Данные по фитомассе (сухой вес) отдельных укосов (всего – 48) характеризуют выборку пробных площадей с интенсивным потреблением надземной массы животными-фитофагами. Эти данные были отнесены к сообществам девяти синтаксонов классификации, на основе чего были построены диаграммы процентного участия групп видов (по основным биоморфам) в общей фитомассе. При рассмотрении особенностей связи растительности с факторами среды использована модель катены – стоково-геохимической серии ландшафтов.

Для исследования синузий использован множественный регрессионный анализ (Дрейпер, Смит, 2007). Все виды исходной эколого-биоморфологической группы сначала

включали в линейную множественную регрессионную модель, основанную на величинах проективного покрытия видов. После составления моделей по всем переменным останавливались на той, в которой коэффициент множественной детерминации ( $R^2$ ) достигает наибольшего значения. В соответствующей группе видов отбирали переменные, удовлетворяющие уровню значимости  $p \leq 0.1$ . Для окончательного выбора модели сравнивали величину этого коэффициента для двух моделей – линейной и нелинейной, и останавливались на той, в которой данный показатель выше. Все виды с достоверными значениями регрессионных коэффициентов (со знаком «+» или «-»), входящие в получаемые модели, рассматривали как виды, образующие синузию. Для изучения особенностей взаимосвязи видов в синузиях в зависимости от объема фитоценохоры нами предложен метод «учитываемых звеньев фитоценохоры», состоящий в сравнении величины коэффициента множественной корреляции для соответствующих регрессионных моделей в разных фрагментах фитоценохоры. При рассмотрении разных фрагментов фитоценохоры принимали регрессионную модель одного и того же вида – полином 2-й степени и сходную структуру модели, т. е. одни и те же независимые переменные и отклик. Так же поступали и при исследовании характера связи между синузиями в фитоценохорах: в этом случае рассматривали регрессионные модели, в которых переменными и откликом являются не виды, а синузии. Учитывалось суммарное проективное покрытие каждой синузии.

Карта растительности составлена в программе ArcGIS 10.1 в м-бе 1 : 100 000 на основе черно-белых аэрофотоснимков. Картируемой единицей явились синтаксоны и сигма-синтаксоны (типы ТЕРП). В легенде, составленной в табличной форме, для каждой картируемой единицы указаны преобладающие типы структур–прекомплексы, комплексы, экологические ряды, вариации, совокупности рядов, мозаики, преташеты, ташеты. Информация об абиотической среде отображена в отдельных графах таблицы. Некоторые из типов структур подразделены на более дробные на основе особенностей рисунка и границ между элементами. Картометрический анализ фитоценохор основан на ряде индексов и коэффициентов: средней площади (СП), расчленения (КР), дробности ( $J_d$ ), вытянутости-округлости ( $J_{во}$ ). Кроме того, рассчитывался показатель однородности дифференциации ( $H_0$ ) и коэффициент классификационной дифференциации (ККД). Используются формулы, приведенные в работах Б.Л. Гуревича (1968), В.М. Фридланда (1972), А.М. Берлянта (1988), В.М. Корсунова и др. (2002). Корреляционная (фитоэкологическая) карта составлена на основе фрагмента геоботанической карты с учетом параметров мощности (высоты) ( $h$ ), плотности ( $\gamma$ ) снега, варьирования его мощности по контуру (коэффициента вариации –  $C_v$ ), морфологии ветровых форм аккумуляции, регулярности распределения в пространстве обесснеженных и протаявших участков, времени появления последних.

В основу установления сигма-синтаксонов (типов фитоценозов) положен метод табличной обработки данных (Géhu, 1977, 1978, 1986) с выявлением диагностических блоков синтаксонов. Сигма-ассоциации и сигма-типы на основе константного синтаксона предварительно объединены в единицы более высокого ранга – сигма-союзы. Предложен алгоритм описания сигма-синтаксонов, рубриками которого являются: «Наименование», «Состав», «Структура», «Экология», «Местоположение». Для выявления зональных категорий использовано 46 синтаксонов разного ранга – от фаций до ассоциаций, совокупности которых являются дифференцирующей группой той или иной категории. Для единиц низшего уровня зонального деления предложен термин «вариант», для вариантов и подзон, территориально примыкающих друг к другу – «полоса» (безранговая единица). Аналогично для нескольких смежных высотно-поясных подразделений использован термин «ступень». Синтаксономический состав является критерием широтно-зонального и высотно-поясного деления территории. Наряду с этим критерием применен и ряд других: несходства между синтаксонами, среднего числа видов в описании, соотношения «число видов – площадь», проективного покрытия разных групп растений и их варьирования (через коэффициент вариации –  $C_v$ ), состава широтно-географических групп, типа горизонтальной структуры. При исследовании зональности на основе сигма-синтаксонов учитывали долю площади и величину встречаемости сигма-синтаксона в составе той или иной зональной категории.

### Глава 3. Синтаксономическое разнообразие растительности

**3.1. Синтаксоны и их иерархия.** Продромус содержит 9 ранее описанных в литературе классов, 12 порядков и 13 союзов. Число синтаксонов разных уровней отражено в табл. 1. В главе приводится краткое описание высших единиц растительности – классов, порядков, союзов.

В центральной и южной частях острова преобладают сообщества асс. *Carici lugentis–Hylocomietum alaskani*, которая до настоящего времени не отнесена к высшим единицам. На равнинах и горах острова широко распространены сообщества классов *Carici rupestris–Kobresietea bellardii*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*, *Salicetea herbaceae* и *Thlaspietea rotundifolii*. Ряд сообществ ассоциаций находится на острове Врангеля на северном пределе: *Sphagno–Eriophoretum vaginati* вик. *Polytrichastrum alpinum*, *Brachythecio salebrosi–Salicetum glaucae*, *Parryo nudicaulis–Salicetum lanatae* и другие.

Таблица 1. – Синтаксономическая структура острова Врангеля

Классы (в том числе предварительные группы)	Порядок	Союз	Ассоциация	Субассоциация	Вариант	Фация
Лишайниково-моховые тундры	1 / –	– / 4	4	2	2	–
<i>Oxycocco-Sphagnetea</i> Br.-Bl. et R. Tx. 1943	– / 1	– / 2	2	–	–	–
<i>Scheuchzerio-Caricetea fuscae</i> R. Tx. 1937	3 / –	2 / 1	4	–	–	–
<i>Carici rupestris–Kobresietea bellardii</i> Ohba 1974	1 / –	3 / 1	6	7	2	3
<i>Rhizocarpetea geographici</i> Wirth 1972	1 / –	1 / –	2	–	2	–
<i>Loiseleuria-Vaccinietea</i> Eggler 1952 em Schubert 1960	– / 1	1 / –	1	2	–	–
<i>Salicetea herbacea</i> Br.-Bl. 1947	2 / –	2 / –	2	–	–	–
Заросли кустарников	– / 1	– / 1	1	–	–	–
<i>Montio-Cardaminetea</i> Br.-Bl. et R. Tx. ex Klika et Hadac 1944	1 / –	1 / –	1	–	–	–
<i>Thlaspietea rotundifolii</i> Br.-Bl. ap. Br.-Bl. et al. 1947	2 / –	1 / 2	3	5	–	–
Зоогенная растительность	– / 1	– / 1	1	2	2	–
<i>Asteretea tripolium</i> Westh. et Beeft. in Beeft. 1962	1 / 1	1 / 1	2	–	–	–
Всего	12 / 5	12 / 13	29	18	8	3

Примечание – Для синтаксонов ранга порядка и союза указано число: перед чертой – валидных синтаксонов, после черты – не установленных к настоящему времени синтаксонов

Высокое синтаксономическое разнообразие острова (25 новых синтаксонов ранга ассоциаций, субассоциаций и вариантов) определяется зональными различиями внутри острова и высоким разнообразием местоположений. Только пять ассоциаций описаны как विकарианты синтаксонов, ранее выделенных в других районах Арктики (Новосибирские острова, арктическая Якутия, Шпицберген, Аляска).

**3.2. Основные синтаксономические проблемы.** К числу основных синтаксономических проблем относятся: отсутствие в составе классов групп диагностических видов, установленных в других районах Арктики и бореально-лесной зоне; широкая экологическая амплитуда ряда видов, в результате чего их нельзя использовать в качестве характерных или дифференцирующих; отсутствие класса для описания растительности зональных позиций подзоны арктических тундр, а также кустарниковой растительности этой же подзоны. Вследствие явления «перетасовки» видов по экотопам, отмеченном для растительности арктических тундр (Чернов, Матвеева, 1979), число характерных видов описанных на острове ассоциаций невелико: их всего 157 на 29 ассоциаций и 1 тип сообществ, т. е. в среднем на синтаксон – немногим более 5. Малое их число (от двух до пяти) особенно присуще зональным ассоциациям – *Carici lugentis–Hylocomietum alaskani*, *Salici polaris–Sanionietum uncinatae*, *Oxytropidi wrangelii–Dryadetum integrifoliae* и другим. Оптимальный вариант при разграничении синтаксонов – привлекать виды экологически близких местоположений, но различающиеся встречаемостью или обилием.

**3.3. Видовое богатство, горизонтальная и вертикальная структура сообществ.** Наиболее богаты видами две ассоциации, занимающие плакоры с усредненными экологическими условиями: *Parryo nudicaulis–Dryadetum punctatae* (256 таксонов) и *Artemisio tilesii–Deschampsietum borealis* (250), а также *Salici polaris–Caricetum podocarpae* (251). Причина высокого видового богатства ассоциаций зональных позиций – мозаичность среды этих местоположений (Василевич, 2009), а также переменность ряда ведущих экологических режимов – увлажнения почво-грунтов, заснеженности.

Во всех синтаксонах высоко число видов с низкими значениями постоянства (I–III). Наибольшее число видов с высокими его значениями (IV–V) – в синтаксонах приморской полосы: сооб. *Puccinellia wrightii–Potentilla pulchella* и асс. *Puccinellietum phryganodis* (20 % и 15 % от общего видового состава соответственно). Подавляющая часть видов во всех синтаксонах имеет покрытие от < 1 до 5 % (г, «+», 1), видов с устойчивым покрытием от 6 % до 12 % – не более 10 (в основном – мхи). Для острова характерны семиагрегации – фрагменты сомкнутой растительности из мхов, лишайников и сосудистых. Характерный тип горизонтальной структуры – разреженные группировки (агрегации) с проективным покрытием от 1 % до 50 %. В большинстве сообществ развиты 2 яруса – травянистый (высотой 10–30 см) и лишайниково-мохово-кустарничковый (высотой до 10 см).

**3.4. Синтаксономическое разнообразие и типологическая контрастность фитоценохор.** Все фитоценохоры по величине ККД разделены на 3 группы. В первой из них величина коэффициента составляет 0.39–0.50, элементы фитоценохоры дифференцированы на

уровне вариантов одной субассоциации. Во второй ККД варьирует в диапазоне 0.51–0.80, и этому соответствуют фитоценохоры с субассоциациями одной ассоциации, или ассоциациями одного союза. В третьей группе (ККД = 0.81–1.00) все синтаксоны принадлежат разным ассоциациям, те, в свою очередь – разным союзам, а последние, как правило – разным порядкам и классам.

#### Глава 4. Связь растительности с основными факторами среды

**4.1. Связь растительности с непосредственно измеряемыми факторами среды.** По отношению к фактору мощности снежного покрова выделены четыре группы синтаксонов. Наибольшей мощности снежный покров (125.7 см) достигает на участках асс. *Cetrariello delisi–Alopecuretum alpini*. На местоположениях с большой высотой снежного покрова варьирование этой характеристики на величину 5–20 см не влияет на типологический состав растительности. Хионо-экологические ареалы ряда синтаксонов перекрывают друг друга, из чего следует, что снежный покров с близкими средними величинами мощности не предопределяет формирования типологически сходной растительности. Мощность снега может значительно отличаться в местоположениях сообществ одной ассоциации: так, на разных участках асс. *Salici pulchrae–Caricetum lugentis* она может составлять  $12.2 \pm 3.2$  см в одном случае, и  $24.0 \pm 10.3$  см – в другом. Разброс значений мощности снега между разными элементами в экологических рядах может достигать 110 см. Так, мощность снега составляет 125 см вблизи уступа низкой нагорной террасы (асс. *Cetrariello delisi–Alopecuretum alpini*) и уменьшается до 14 см в ее прирвовочной части (асс. *Castillejo elegantis–Caricetum rupestris* субасс. *typicum*). Наиболее тесная связь растительности с характеристиками снегонакопления проявляется на участках с высокими значениями перепадов мощности снега (13.4–125.7 см); в этих условиях формируются экологические ряды, вариации или мозаики ступенчатого типа.

Величины водозапаса, полученные на основе данных по плотности снега, существенно влияют на покрытие растительности. Между этими характеристиками установлена полиномиальная зависимость: при увеличении водозапаса до 20 см проективное покрытие мохообразных на некарбонатных породах увеличивается до 65 %, дальнейшее увеличение водозапаса до 40 см сопровождается уменьшением проективного покрытия до 20 % и ниже. Наибольшая величина плотности снега –  $0.47 \text{ г/см}^3$  – зафиксирована в местоположении сообщества асс. *Cetrariello delisi–Alopecuretum alpini*. При дифференцирующем значении величин водозапаса формируются экологические ряды и вариации. В последних эта величина меняется от 42 см вблизи тылового шва террасы (асс. *Salici polaris–Caricetum podocarpae*) до 13 см на шлейфе (асс. *Meesio triquetris–Caricetum stantis* вик. *Warnstorfia sarmentosa*).

В основу описания связи растительности с мерзлотными формами рельефа положена категория структурно-морфологического типа грунтов, которая включает параметры грану-

лометрического состава, степени сортированности грунтов, форму и размеры полигонов и трещин. Каждому такому типу соответствует определенный синтаксономический состав. Всего выделено 11 типов, некоторые из которых представляют собой ту или иную стадию формирования трещинно-полигонального рельефа (рис. 2). Установлен стохастический характер связи растительности и структурных грунтов: одному типу грунтов соответствует несколько синтаксонов, а сообщества одного синтаксона могут формироваться на нескольких типах структурных грунтов. При воздействии различных мерзлотных процессов (боковой напор, вымораживание и других) и наличии грунтов смешанного гранулометрического состава формируются такие типы структур, как прекомплексы и преташеты. Ординация синтаксонов в осях диаметра полигона и высоты полигона над ложбинкой показала, что наибольшее число сообществ приурочено к полигонам с диаметром от 45 до 80 см при превышении центральной части полигона над ложбинкой от –6 см (полигоны и пятна «утоплены» в дернине) до 20 см (рис. 3).

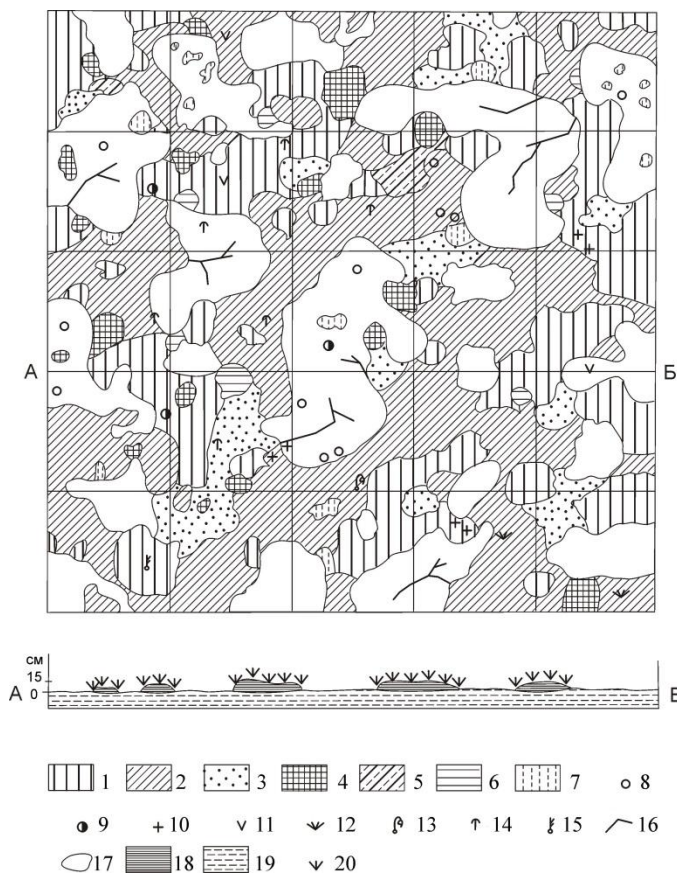


Рис. 2. – Растительность и грунты структурно-морфологического типа 7: карбонатный вариант.

План: 1 – *Dryas integrifolia*, 2 – *Salix rotundifolia*, *Distichium capillaceum*, *Schistidium andreaeopsis*, 3 – *Ditrichum flexicaule*, *Sanionia uncinata*, 4 – *Saxifraga oppositifolia* subsp. *smalliana*, 5 – *Carex lugens*, мхи, 6 – *Oxytropis wrangelii*, 7 – *Arctagrostis arundinacea*, 8 – *Puccinellia wrightii* subsp. *colpodioides*, 9 – *Potentilla hyparctica*, 10 – *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, 11 – *Saxifraga platysepala*, 12 – *Luzula confusa*, 13 – *Pedicularis verticillata*, 14 – *Saussurea tilesii*, 15 – *Oxyria digyna*, 16 – трещины, 17 – пятна грунта; профиль по линии АБ: 18 – кустарничковый и моховый торф, 19 – суглинки с щебнем, 20 – растительность

Формирование пятнисто-трещиноватых тундр на острове Врангеля инициируется трещинами усыхания, которые способствуют образованию полигональной сети и сортировке материала без участия растительности. Трещины, развивающиеся далее по морозобойному типу, заселяются растительностью, которая усиливает температурный контраст между трещиной и центральной частью пятна. При наличии грунтов смешанного гранулометрического состава происходит активная морозная сортировка материала, сдвигание щебнистого материала к ложбинкам, и формирование двух вариантов растительности (в ложбинках и на пятнах-полигонах), которые образуют те или иные типы прекомплексов и комплексов. При относительно однородном гранулометрическом составе резких температурных градиентов в системе ложбинка-пятно не возникает, отсутствуют активные процессы сортировки материала, различия в растительности ложбинок и полигонов отражают внутриценотическую неоднородность (мозаичность).

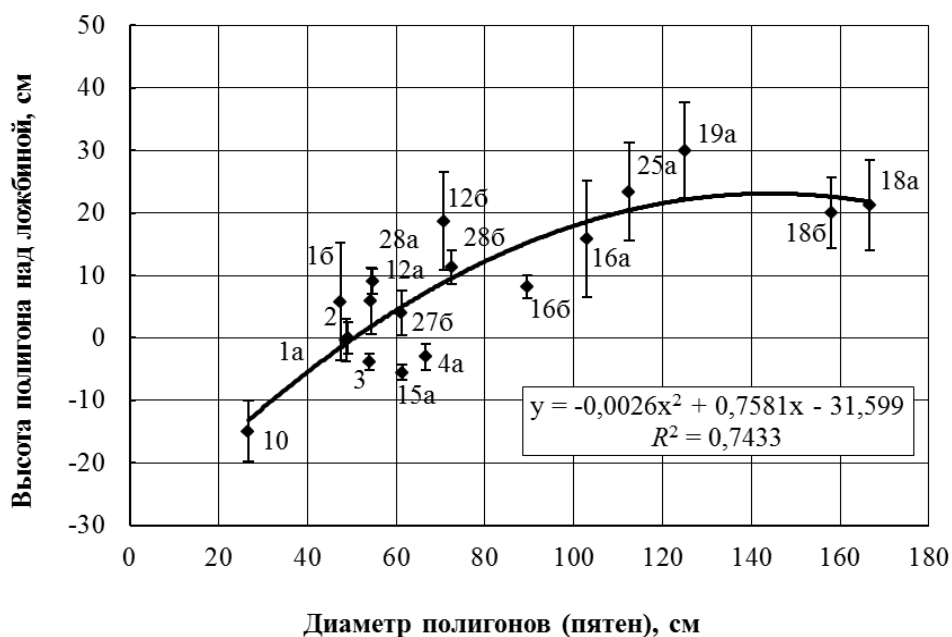


Рис. 3. – Ординация растительности в осях диаметра полигона и высоты полигона над ложбинкой

Условными номерами обозначены синтаксоны: 1a – асс. *Carici lugentis–Hylocomietum alaskani* вар. *inops*, 1б – асс. *C. l.–H. a.* вар. *typicum*, 2 – асс. *Salici polaris–Sanionietum uncinatae*, 3 – асс. *Cladino arbusculae–Luzuletum nivalis*, 4a – асс. *Oncophoro wahlenbergii–Deschampsietum borealis* субасс. *racomitrietosum lanuginosi*, 10 – асс. *Carici membranaceae–Dryadetum integrifoliae*, 12a – асс. *Parryo nudicaulis–Dryadetum punctatae* субасс. *typicum*, 12б – асс. *P. n.–D. p.* субасс. *salicetosum callicarpaeae*, 15a – асс. *Oxytropidi wrangelii–*

*Dryadetum integrifoliae* фац. *typica*, 16а – асс. *Salici callicarpaeae–Dryadetum chamissonis* вар. *typicum*, 16б – асс. *S. c.–D. c.* вар. *Salix rotundifolia*, 18а – асс. *Pseudephebeo pubescentis–Bryocaulatum divergentis* вар. *typicum*, 18б – асс. *P. p.–B. d.* вар. *Poa malacantha*, 19а – асс. *Oxytropidi czukoticae–Salicetum phlebophyllae* вар. *ditrichetosum flexicaulis*, 25а – асс. *Saxifrago firmae–Luzuletum confusae* субасс. *typicum*, 27б – асс. *Saxifrago oppositifoliae–Oxytropidetum gorodkovii* субасс. *salicetosum rotundifoliae*, 28а – асс. *Artemisio tilesii–Deschampsietum borealis* субасс. *typicum*, 28б – асс. *A. t.–D.b.* субасс. *salicetosum reptantis* вар. *inops*

В торфянистом горизонте нейтральные условия обычны на местоположениях с сообществами асс. *Carici lugentis–Hylocomietum alaskani* вар. *typicum*, при уровне содержания обменного кальция 4.32 мг-экв./100 г почвы. В гумусовом горизонте наибольшее значение рН (7.43) отмечено в местоположении сообщества асс. *Salici callicarpaeae–Dryadetum chamissonis* вар. *Salix rotundifolia*. Максимальное значение (24.8 мг-экв./100 г почвы) уровня обменного Са в этом горизонте – на местоположениях с сообществами асс. *Oxytropidi wrangelii–Dryadetum integrifoliae* фац. *Arctagrostis arundinacea*. Слабокислая реакция гумусового горизонта связана с биотическим фактором – подкислением среды опадом осоки *Carex lugens* (асс. *Carici lugentis–Hylocomietum alaskani* вар. *typicum*) или ивы *Salix lanata* subsp. *richardsonii* (асс. *Parryo nudicaulis–Salicetum lanatae*). Содержание  $Ca^{2+}$  в этом горизонте варьирует в диапазоне 3.20–24.81 мг-экв./100 г почвы и связано, в основном, с биогенным накоплением. Большое содержание иона магния прослеживается в почвах на участках стока, идущего по поверхности карбонатных пород (асс. *Carici membranaceae–Dryadetum integrifoliae*), а также в почвах под травянистыми сообществами склонов южной экспозиции с *Carex obtusata* (асс. *Castillejo elegantis–Caricetum rupestris* субасс. *caricetosum obtusatae*). В почвах сообществ этих синтаксонов ослаблена биогенная аккумуляция оснований, происходит активное подтягивание растворов, содержащих  $Mg^{2+}$  из нижележащей минеральной толщи и, кроме того, привнос материалов разрушения горных пород. Ординация растительности (синтаксонов) по значениям рН водной вытяжки, соотношения обменных форм Са и Mg и степени насыщенности основаниями почвенного поглощающего комплекса (ППК) проведена отдельно для горизонта войлока (для четырех синтаксонов) и двух горизонтов почв: торфянистого (для четырех синтаксонов) и гумусового (для тринадцати синтаксонов). По показателю реакции среды гумусового горизонта наибольшее число синтаксонов приурочено к слабокислоте и нейтральному диапазонам (рН = 6.04–6.60) (рис. 4), что определяется активно идущими процессами выщелачивания субстрата, даже в том случае, если почвы подстилаются известняками. Описаны различные типы фитоценозов – экологические ряды, вари-

ции и ташеты – в которых различия между элементами определяются разной реакцией среды торфянистого и гумусового горизонтов. В разных звеньях экологических рядов значение рН меняется от 4.9 до 5.5, вариаций и ташетов – от 6.2 до 7.3.

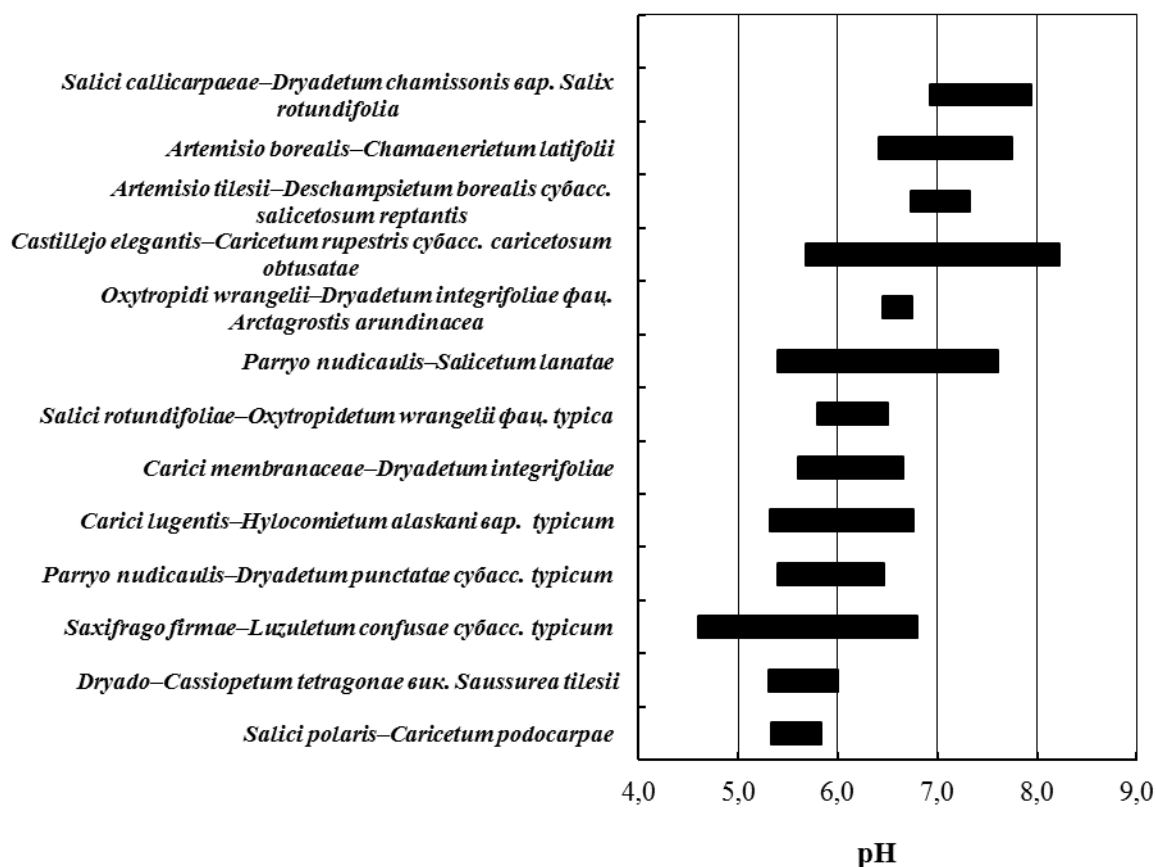


Рис. 4. – Ординация синтаксонов по значению кислотности гумусового горизонта

В главе 4 наряду с абиотическими рассмотрен и биотический фактор формирования гетерогенной растительности – деятельность животных-фитофагов. Основная кормовая база последних – надземная масса живых растений и ветоши. Наибольшее суммарное значение живой надземной фитомассы отмечено в сообществах дриадовых тундр (асс. *Oxytropidi wrangelii–Dryadetum integrifoliae* фац. *typica*) – 248.1 г/м<sup>2</sup>, асс. *Parryo nudicaulis–Dryadetum punctatae* субасс. *typicum* – 232.3 г/м<sup>2</sup>). Для дриад характерно интенсивное нарастание шпалеры; молодые побеги вегетативно подвижной *Dryas integrifolia* можно отметить вдоль многих трещин на поверхности пятен. Приведенные величины отражают зональные условия южного варианта подзоны арктических тундр. Наибольшая величина ветоши (324.0 г/м<sup>2</sup> и 281.0 г/м<sup>2</sup>) отмечена в травянистых крио-ксерофитных сообществах (асс. *Castillejo elegantis–Caricetum rupestris* субасс. *salicetosum callicarpaeae* и субасс. *caricetosum obtusatae*), что определяется высокой массой сухих листьев осоки *Carex rupestris*. Описаны фитоценохоры –

прекомплексы полигональные и куртинно-пятнистые – в которых различия между элементами определяются разной величиной надземной фитомассы: от 97.2 г/м<sup>2</sup> до 248.1 г/м<sup>2</sup>.

Наиболее сильное воздействие животных на растительность проявляется через: 1) разрыхление верхнего почвенного горизонта в результате деятельности леммингов и поддержание ноздревато-пористой структуры грунтов, 2) мощный азотный пресс, оказываемый гусями на верхний почвенный горизонт, 3) изъятие животными-фитофагами надземной растительной массы. К числу групп животных, вносящих максимальный «вклад» в поедание растительной массы, относятся копытные – олени (*Rangifer tarandus*) и овцебыки (*Ovibos moschatus*). Основу питания этих двух видов составляют ивы (*Salix reptans*, *S. polaris*), суммарная доля которых в питании оленей летом составляет 43 %, а зимой – 49 % (Казьмин и др., 2011). Помимо стравливания растений копытные вытаптывают большие участки тундр, выдергивают крупные кусты в центральных внутригорных котловинах. Приведены литературные данные по пищевой специализации двух видов лемминга (*Lemmus sibiricus* и *Dicrostonyx vinogradovii*) и малого белого гуся (*Anser caerulescens caerulescens*). Деятельность животных-фитофагов приводит к формированию внутриценотической (мозаичной) неоднородности растительного покрова. На участках сообществ асс. *Artemisio tilesii–Deschampsietum borealis* активность почвенных землероев – леммингов – сопоставима по своим результатам с криотурбационной активностью грунтов: в разных сообществах проявляется сильное варьирование флористического состава, в целом отмечен сукцессионный характер растительности.

Приведенные в главе данные по взаимосвязи растительности с факторами среды суммированы в разделе, посвященном описанию растительности на модельной карбонатной катене. При анализе соотношения границ сообществ с границами абиотических сред установлена стохастическая связь растительности с гранулометрическим составом, генетическими типами четвертичных отложений, степенью поверхностного увлажнения и заснеженности. На каждой позиции катены – элювиальной, транзитной, транзитно-аккумулятивной и аккумулятивной – представлены сообщества разных синтаксонов и разности среды, величины которых варьируют в определенном диапазоне, например, щебень и суглинки, карбонатный делювий и делювий геохимически смешанного состава. Границы сообществ, как правило, не совпадают с границами абиотических сред. Так, сообщества асс. *Oxytropidi wrangelii–Dryadetum integrifoliae* фац. *typica* встречаются на участках распространения элювия, коллювия и аллювия, асс. *Salici callicarpaeae–Dryadetum chamissonis* вар. *Salix rotundifolia* – на ахионных и микрохионных местоположениях.

**4.2. Связь растительности с факторами среды на основе полупрямых методов ординации. Растительность на градиенте увлажнения.** Построена шкала почвенного увлажнения для 115 видов цветковых растений, мхов и лишайников. Для некоторых из них проявляется двувершинность распределения по градиенту среды (рис. 5), свидетельствующая о сильном влиянии другого фактора и гетерогенности местоположений. С использованием показателя средневзвешенной напряженности фактора и дисперсии выявлено 5 экологических групп растений: 1) мезоксерофиты ( $X_j = 3.0-5.8$ ), 2) ксеромезофиты ( $X_j = 9.0$ ), 3) гигромезофиты ( $X_j = 9.1-13.0$ ), 4) мезогигрофиты ( $X_j = 13.8-16.2$ ), 5) гигрофиты ( $X_j = 17.2-19.0$ ). Результаты расчета средних расстояний между экологическими центрами видов показали, что наименьшее расстояние – 1.42 – прослеживается между видами экологического диапазона «ксеро-», существенно бóльшие и почти равные между собой – между видами в диапазонах «мезо-» (2.39) и «гигро-» (2.44).

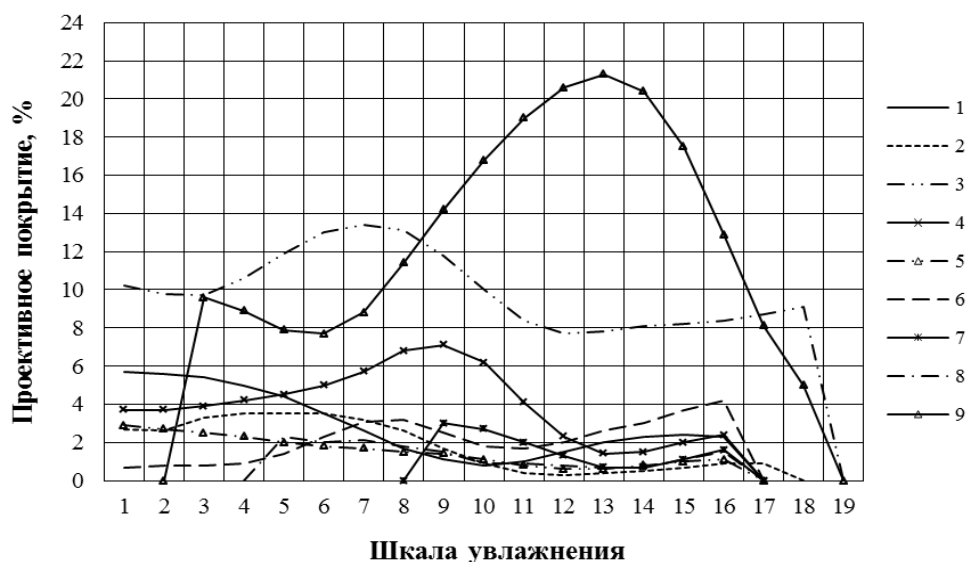


Рис. 5. – Экоклин видов с двувершинным распределением

Виды: 1 – *Oxyria digyna*, 2 – *Lagotis glauca* subsp. *minor*, 3 – *Deschampsia borealis*, 4 – *Luzula confusa*, 5 – *Valeriana capitata*, 6 – *Arctagrostis latifolia*, 7 – *Anastrophyllum minutum*, 8 – *Carex lugens*, 9 – *Salix polaris*. Возрастание степени увлажнения на шкале – слева направо

## Глава 5. Синузальный подход к изучению фитоценозов

**5.1. Зависимость между видами.** На основе модели множественного регрессионного анализа выявлен видовой состав синузий трав, кустарничков и мхов. Наиболее часто на острове Врангеля встречаются синузии кустарничков (*Salix reptans* + *S. pulchra*, *Dryas integrifolia* + *Salix rotundifolia*), мхов (*Hylocomium alaskanum* + *Aulacomnium turgidum*, *Limprichtia revolvens* + *Warnstorfia sarmentosa*), трав (*Alopecurus borealis* + *Arctagrostis latifolia*, *Artemisia*

ehrendorferi + *Oxyria digyna*) и лишайников (*Thamnolia vermicularis* + *Cetraria islandica*, *Bryocaulon divergens* + *Alectoria nigricans*). Установлены закономерные изменения коэффициента корреляции  $r$  на градиенте уменьшения числа звеньев фитоценохоры (экологического ряда) – от пяти–шести до двух (табл. 2). Высокие величины коэффициента  $r$  между покрытием видов синузии во фрагментах фитоценохоры, состоящих из двух звеньев, выше, чем в фитоценохорах, включающих большое число элементов.

Таблица 2. – Величина коэффициента множественной корреляции для синузий при учете разных звеньев фитоценохоры

Синтаксон \ Число учитываемых звеньев фитоценохоры		5	4	3	2	1	
Экологический ряд	асс. <i>Salici polaris</i> – <i>Caricetum podocar-pae</i>					,8194 / ,8913	
	асс. <i>Dryado</i> – <i>Cassiopetum tetrago-nae</i> в.к. <i>Saussurea tilesii</i>			,2272 / ,2514	,1627 / ,5198	,7591 / ,7481	
	асс. <i>Salici pulchrae</i> – <i>Caricetum lugentis</i>	,2299 / ,1814	,2685 / ,2084	,4256 / ,3332	,4167 / ,3088	,6746 / ,4144	
	асс. <i>Carici lugentis</i> – <i>Hylocomietum alaskani</i> вар. <i>typicum</i>		,2447 / ,3323		,4734 / ,3438	,6287 / ,3481	,8455 / ,9309
	асс. <i>Parryo nudicaulis</i> – <i>Salicetum lanatae</i>					,8995 / ,7291	,9411 / ,7408

Примечание – 1 – Величина коэффициента в ячейках: перед чертой – синузия *Alopecurus borealis* + *Arctagrostis latifolia*, после черты – синузия *Hylocomium alaskanum* – *Aulacomnium turgidum*; нуль перед запятой в числовых значениях опущен; 1–5 – число звеньев фитоценохоры; ячейки, выделенные белым – учитываемые звенья фитоценохоры

**5.2. Зависимость между синузиями.** Взаимодействие между синузиями осуществляется в одном ярусе или подъярусе, когда одна из синузий способствует существованию другой, создавая особый режим влажности или защиты от сильных ветров. Модель благоприятствования имеет место в отношениях между синузиями кустарничков и мхов. Так, мхи синузии *Hylocomium alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* поселяются в ветровой тени стволиков ивы *Salix glauca* subsp. *callicarpaea* (синузия *Dryas punctata* + *Salix callicarpaea*), ива *Salix pulchra* (синузия *Salix reptans* + *S. pulchra*) простирает побеги в глубине моховой подушки (си-

нузия *Hylocomium alaskanum* + *Aulacomnium turgidum*), где сохраняются условия постоянной высокой влажности.

В большинстве синузий арктических тундр острова Врангеля прослеживается отрицательная связь между видами (рис. 6 А), имеющими невысокие значения проективного покрытия. При таких же значениях (до 30–40 %) может наблюдаться и положительная связь (рис. 6 Б), но при достижении видами покрытия в 45–50 % характер связи изменяется на отрицательный. Положительная связь при невысоких значениях проективного покрытия характеризует условия сильной нарушенности субстратов, обычно – в условиях интенсивных криогенных смещений грунтов. Большая площадь незанятых субстратов способствует тому, что увеличение проективного покрытия одного вида до 35–40 % мало влияет на покрытие другого вида этой же синузии. Вытеснение одним видом другого при крайне невысоких величинах проективного покрытия (10–20 %) возможно только на ограниченных участках фитоценоза.

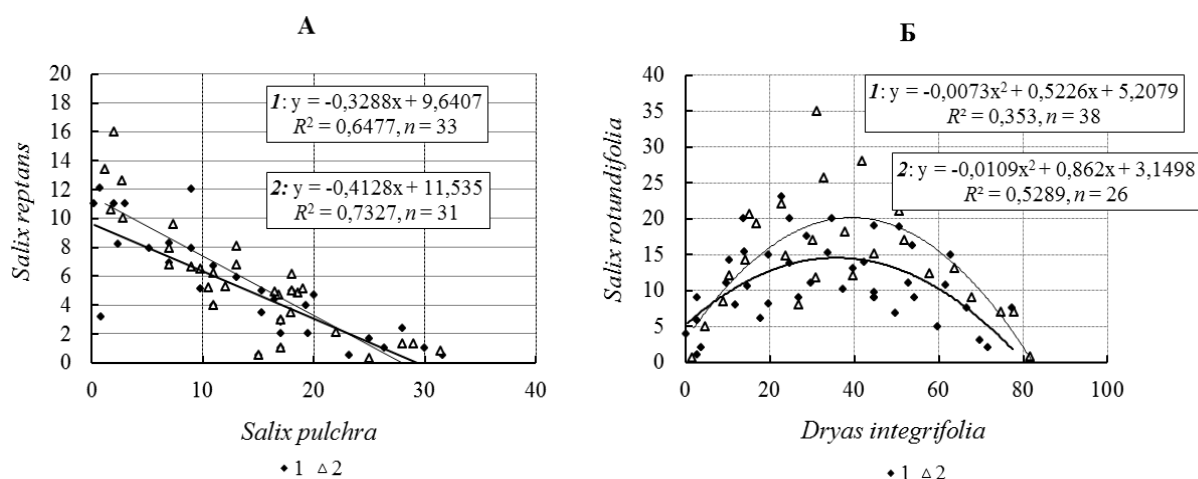


Рис. 6. – Парные регрессионные зависимости между видами в синузиях разных сигма-синтаксонов

По горизонтальной и вертикальной шкалам – проективное покрытие; А: синузия *Salix reptans* + *S. pulchra* в: 1 – сигма-асс. *Meesio triquetris*–*Cariceto stantis sarmentoso*—*Salici pulchrae*–*Cariceto lugentoso*, 2 – сигма-асс. *Meesio*–*Caricetum stantis*—*Carici lugentis*–*Hylocomietum alaskani inopso*; Б: синузия *Dryas integrifolia* + *Salix rotundifolia* в: 1 – сигма-асс. *Oxytropidi wrangelii*–*Dryadeto integrifoliae arctagrosti*—*Oxytropidi wrangelii*–*Dryadeto integrifoliae typicoso*, 2 – сигма-асс. *Salici rotundifoliae*–*Oxytropideto wrangelii typico*—*Oxytropidi wrangelii*–*Dryadeto integrifoliae typicoso*

## Глава 6. Карта растительности – образ структуры растительного покрова

**6.1. Структуры растительного покрова: особенности сложения.** В основу типов структур положены признаки наличия связи между элементами ТЕРП, опосредованные процессами в абиотической среде: поверхностным и внутрипочвенным стоком, перемещениями твердого вещества, и особенности границ между элементами фитоценохоры. Существенное значение имеет геометрический рисунок, образуемый элементами ТЕРП: чаще всего, это – полосы, ячеи и полигоны – параллельные или пересекающиеся, узкие и широкие, многократно чередующиеся или включенные в фон. Основные признаки типов структур, принятых в данной работе, следующие: комплекса – наличие многократно повторяющегося модуля неоднородности с элементами-сообществами и обоюдными связями (часто – сукцессионными) между элементами, прекомплекса – то же, что и в предыдущем случае, но с разреженными группировками или несформировавшейся растительностью; экологического ряда – наличие топографического ряда сообществ по градиенту среды с отчетливыми границами между ними и однонаправленными связями, вариации – то же, что и в предыдущем случае, но с нерезкими границами; мозаики – отсутствие сопряженности (связей) между элементами при отчетливых границах между элементами, ташета – то же, что в предыдущем случае, но с нерезкими границами между элементами. Общий план и профиль некоторых типов структур приведен на рисунке 7.

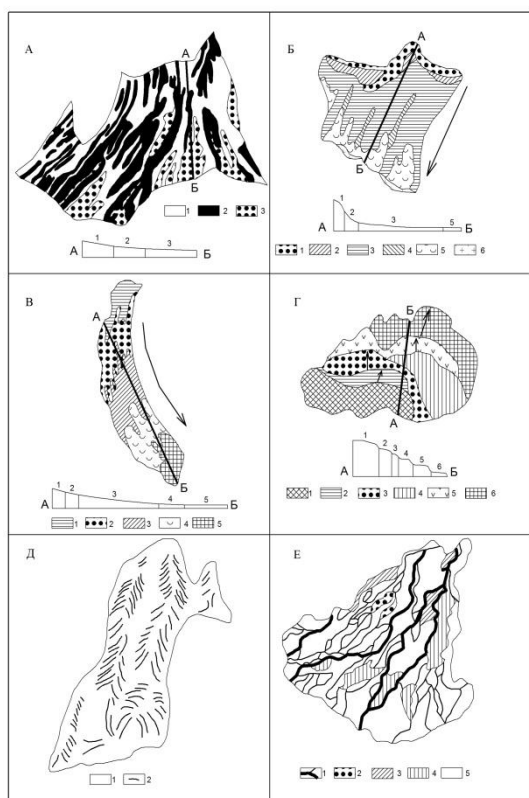
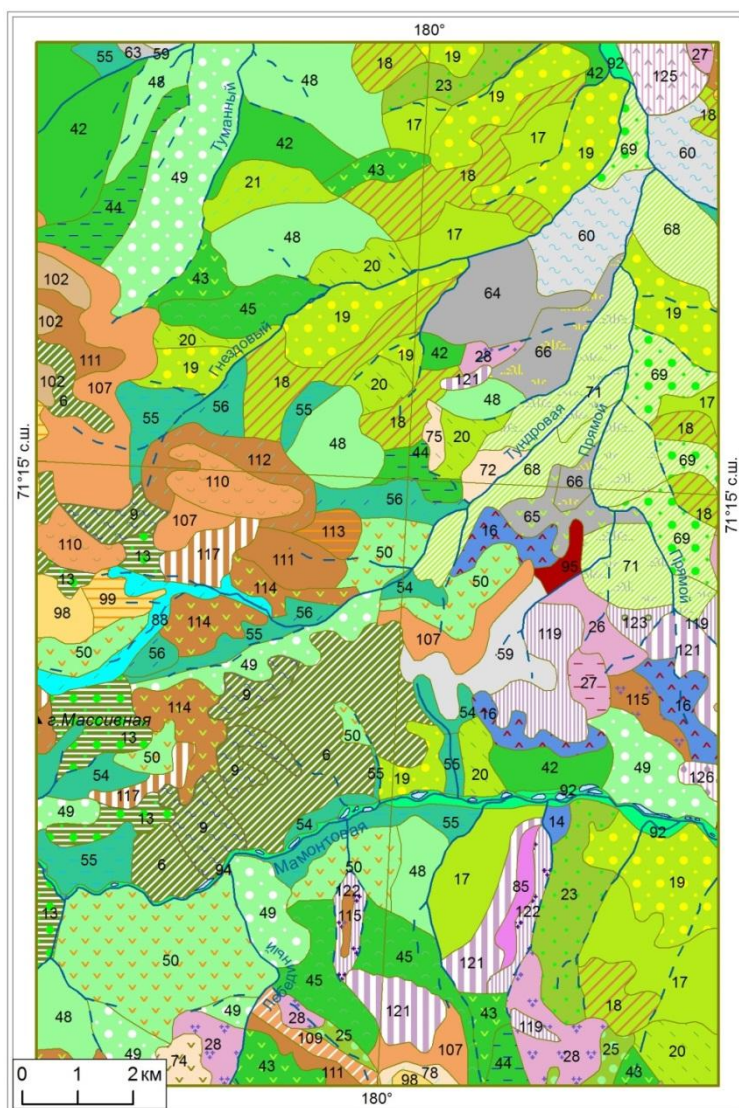


Рис. 7. – Сложение некоторых типов структур. План, профиль (А–Б).

А – комплекс неясно-полосчатый; синтаксоны: 1 – асс. *Carici lugentis*–*Hylocomietum alaskani* вар. *inops*, 2 – асс. *Salici pulchrae*–*Caricetum lugentis*, 3 – асс. *Carici lugentis*–*Hylocomietum alaskani* вар. *typicum*; Б – экологический ряд: 1 – асс. *Salici polaris*–*Caricetum podocarpae*, 2 – асс. *Dryado*–*Cassiopetum tetragonae* вик. *Saussureatilesii*, 3 – асс. *Salici pulchrae*–*Caricetum lugentis*, 4 – асс. *Caricetum stantis*, 5 – асс. *Carici lugentis*–*Hylocomietum alaskani* вар. *typicum*, 6 – асс. *Parryo nudicaulis*–*Salicetum lanatae*; В – вариация: 1 – асс. *Parryo nudicaulis*–*Dryadetum punctatae* субасс. *typicum*; 2 – асс. *Salici pulchrae*–*Caricetum lugentis*, 3 – асс. *Carici lugentis*–

*Hylocomietum alaskani* вар. *inops*., 4 – асс. *Carici lugentis–Hylocomietum alaskani* вар. *typicum*, 5 – асс. *Artemisio tilesii–Deschampsietum borealis* субасс. *salicetosum reptantis* вар. *inops*;  
 Г – совокупность рядов: 1 – асс. *Oxytropidi czukoticae–Salicetum phlebophyllae* вар. *ditrichetosum flexicaulis*, экологические ряды: 2 (21 – 7 – 19a), 3 (21 – 6 – 19a); 4 – асс. *Oxytropidi czukoticae–Salicetum phlebophyllae* субасс. *oxytropidetosum wrangelii*, экологические ряды: 5 (20 – 6 – 12a – 19б), 6 (20 – 6 – 1a – 12б); Д – преташет спорадически-полосчатый: 1 – асс. *Salici polaris–Sanionietum uncinatae*, 2 – асс. *Cladino arbusculae–Luzuletum nivalis*; Е – ташет струйчатый: 1 – асс. *Artemisio borealis–Chamaenerietum latifolii*, 2 – асс. *Parryo nudicaulis–Salicetum lanatae*, 3 – асс. *Oxytropidi wrangelii–Dryadetum integrifoliae* фац. *typica*, 4 – асс. *Caricetum stantis*, 5 – территория без растительности. Стрелки – направление изменения интенсивности фактора среды, цифры в скобках – условные номера синтаксонов в Продромусе.

### 6.2. Картометрический анализ фитоценохор. Фрагмент карты растительности центральной части острова



ральной части острова приведен на рис. 8, а легенды – в табл. 3. Из 126 номеров легенды карты 97 (77 %) представлены типами ТЕРП: сигма-ассоциациями и сигма-типами. В выборке, состоящей из фитоценохор, описанных в полевых условиях, площадь фитоценохор варьирует от 0.1 км<sup>2</sup> до 11 км<sup>2</sup>, на зональных местоположениях преобладают диапазоны площади 1.51–3.00 км<sup>2</sup>. Наибольшие площади – у фитоценохор зональных местоположений (сигма-асс. *Dryado punctatae typico–Carici lugentis–Hylocomietum alaskani typicoso*). Для фитоценохор зональных местоположений отмечен один пик коэффициента расчленения, приходящийся на диапазон 1.31–1.60. В этих ТЕРП интенсивность эрозионных процессов низкая.

Рис. 8. – Фрагмент карты растительности центральной части острова Врангеля

Таблица 3. – Фрагмент легенды карты растительности острова Врангеля

Растительные сообщества и группировки	Синтаксоны, сигма-синтаксоны, сигметы, типы структур растительного покрова	Местоположение	Режимы среды, процессы
<p><b>ТУНДРЫ</b>  <b>АРКТИЧЕСКИЕ</b>  <b>ЮЖНЫЕ ПЯТНИСТЫЕ КУСТАРНИЧКОВО-ТРАВЯНО-МОХОВЫЕ</b></p>			
<p><b>Травяно-кустарничковые</b>  <b>А ц и д о ф и т н ы е</b></p>			
<p>23 Разнотравно-ивово-дриадовые (<i>Dryas punctata</i>, <i>Salix reptans</i>, <i>Minuartia macrocarpa</i>, <i>Parrya nudicaulis</i> s. str.) тундры на полигонах, и ивово-осоково-моховые (<i>Tomentypnum nitens</i>, <i>Aulacomnium turgidum</i>, <i>Hylocomium splendens</i> var. <i>obtusifolium</i>, <i>Dicranum spadicicum</i>, <i>Carex lugens</i>, <i>Salix reptans</i>) тундры в ложбинах между полигонами</p>	<p>сигма-асс. <i>Carici lugentis-Hylocomieto alaskani typicoso—Dryadeto punctatae callicarpaeae</i>; прекомплексы полигональные, комплексы бугристые</p>	<p>Верхние части приморских аккумулятивных равнин, надпойменные террасы; краевые части плоских водоразделов, пологие склоны низких гряд, переходящие в приречные шлейфы; суглинисто-щебнистые; полигоны, разделенные глубокими (до 0.3 м) ложбинками (иногда – с хорошо выраженным уступом); пятна, глубоко утопленные в дернину</p>	<p>Резко контрастный характер заснеженности, увлажненности и гранулометрического состава грунтов разных элементов микрорельефа: сухие, щебнистые поверхности полигонов, обсыхающие к середине лета поверхности пятен, относительно заснеженные и промачиваемые в течение всего лета днища ложбинок; застаивание влаги на суглинистых пятнах</p>

В азональных местоположениях выражен второй пик в диапазоне 2.21–2.50, что определяется высокой интенсивностью эрозионных процессов. Индекс вытянутости-округлости меняется в диапазоне от 0.140 до 0.550 (рис. 9). Три группы этого диапазона отражают разную форму контуров фитоценохор. Вытянутую или овалообразную ( $J_{об} = 0.190–0.260$ ) форму имеют контуры на участках с активным транзитом воды и твердого материала: это – фитоценохоры сигма-ассоциаций *Carici podocarpae*—*Salici pulchrae*—*Cariceto lugentoso*, *Salicetum phlebophyllae ditrichetosum flexicaulis*—*Saxifrago firmae*—*Luzuletum confusae typicoso* и другие. Умеренно вытянутую ( $J_{об} = 0.250–0.340$ ) форму имеют фитоценохоры с преобладанием структурных грунтов, зоогенно нарушенных участков (сигма-тип *Oxytropidi wrangelii*—*Dryadetum integrifoliae typico*—*Salici rotundifoliae*—*Oxytropidetum wrangelii typicoso*, сигма-асс. *Dryadeto punctatae typico*—*Deschampsieto borealis tomentypnoso* и ряд других). В местоположениях этих сигма-синтаксонов преобладают процессы морозной сортировки, на фоне чего формируются разного типа прекомплексы и комплексы. Округлая форма ( $J_{об} = 0.350–0.420$ ) присуща контурам фитоценохор местоположений без выраженного транзита вещества, часто – на поверхностях гольцового выравнивания (сигма-типы *Sanionietum uncinatae*—*Bryocaulietum divergentis typicoso*, *Salicetum phlebophyllae ditrichetosum*—*Umbilicarietum proboscidetoso*). Сопоставление фитоценохор нескольких сигма-союзов по признаку однородности дифференциации показало, что в фитоценохорах зональных местоположений крупные фоновые контуры ( $H_0 = 0.286–0.500$ ) встречаются чаще, чем в фитоценохорах азональных ( $H_0 = 0.780–0.950$ ). При выраженном фоновом элементе преобладают вариации и ташеты, часто – с широкими экотонными зонами между элементами.

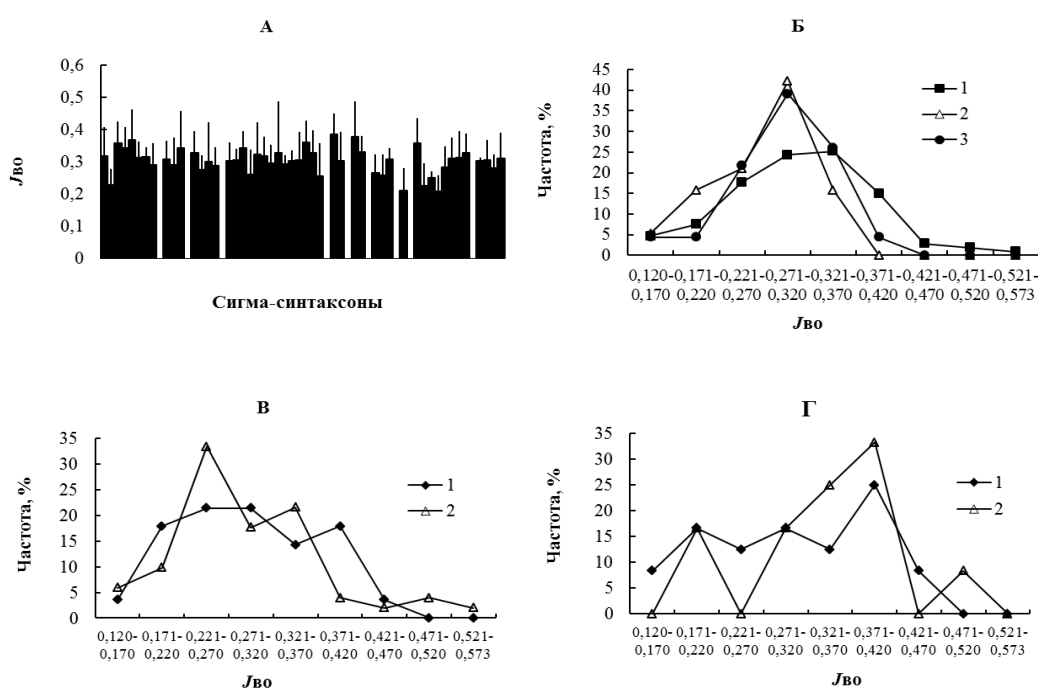


Рис. 9. – Индекс вытянутости-округлости фитоценохор.

А. Средние величины индекса вытянутости-округлости в разных сигма-синтаксонах. Б–Г. Распределение частот фитоценохор разных сигма-союзов по величине индекса вытянутости-округлости: Б – при решающем значении процессов формирования структурных грунтов и локальных оползней: 1 – карбонатных водоразделов (сигма-асс. *Salici rotundifoliae–Oxytropideto wrangelii typico—Oxytropidi wrangelii–Dryadeto integrifoliae typicoso*), 2 – мест долгого лежания снега (сигма-тип *Salici polaris–Caricetum podocarpae—Salici rotundifoliae–Oxytropidetum wrangelii typicoso*), 3 – участков с активной роющей деятельностью леммингов (сигма-асс. *Dryadeto punctatae typico—Deschampsieto borealis tomentypnosso*); В – с преобладанием процессов передвижения воды и твердого материала через контур фитоценохоры: 1 – ложбин стока (сигма-асс. *Cariceto stantis–Meesio triquetris—Cariceto stantis sarmentoso*), 2 – горных склонов (сигма-тип. *Salicetum phlebophyllae ditrichetosum flexicaulis—Saxifrago firmae–Luzuletum confusae typicoso*); Г – с делювиальными и элювиальными процессами, локализованными внутри фитоценохор: 1 – участков слабого стока (сигма-тип *Meesio–Caricetum stantis—Carici lugentis–Hylocomietum alaskani inopso*), 2 – поверхностей гольцового выравнивания (сигма-тип *Sanionietum uncinatae—Bryocauletum divergentis typicoso*)

**6.3. Корреляционная карта как метод анализа фитоценохор.** Анализ корреляционной хионо-геоботанической карты показал, что наиболее тесная связь ТЕРП с параметрами снегонакопления проявляется в фитоценохорах с высокими значениями перепадов мощности снега, в которых формируются снежники и происходит активное весеннее перераспределение талой воды. Легенда корреляционной карты показывает неполную скоррелированность картируемых единиц и соответствующих единиц карты растительности, что определяется влиянием иных, чем снег, факторов среды на формирование структуры растительного покрова.

## Глава 7. Сигма-синтаксоны и анализ фитоценохор

**7.1. Описание сигма-синтаксонов.** Всего выделено 53 сигма-синтаксона, из которых 13 – сигма-ассоциаций и 40 типов, отнесенных к 9 сигма-союзам и 21 группе. Приводятся описания 4 сигма-ассоциаций, принадлежащих 2 сигма-союзам (табл. 4).

Таблица 4. – Сигма-союз *Oxytropidi wrangelii–Dryadeto integrifoliae typica* Kholod 2016 (фрагмент)

Сигма-ассоциация	<i>Carici membranaceae–</i>	<i>Salici rotundifoliae–Oxytropideto</i>	Постоянство
------------------	-----------------------------	--	-------------

	<i>Dryadeto integrifoliae—Oxytropidi wrangelii—Dryadeto integrifoliae typicoso</i> (I)			<i>wrangelii typico—Oxytropidi wrangelii—Dryadeto integrifoliae typicoso</i> (II)					
Диапазон абсолютных высот, м	160-170	155-160	150-155	140-150	100-120	150-155			
Площадь, км <sup>2</sup>	1.41	0.31	1.41	1.93	1.33	2.13			
Периметр, км	5.27	4.26	5.28	7.87	6.28	9.25			
Большая ось, км	2.04	1.06	2.04	2.63	2.56	3.62			
Малая ось, км	0.86	0.43	0.74	1.12	0.65	0.74			
Экспозиция	Ю	З	Ю	З	С	СЗ			
Крутизна, град	2-3	2-4	2-6	1-3	1-8	1-3			
Число синтаксонов	7	5	3	3	3	3			
Авторский номер описания в фитоценохоре или на профиле	107а-к	125	7а-в	549-1-4	130	40а-в	сиг-ма-союз (I, II)	I	II
Табличный номер фитоценохоры	1	2	6	20	28	29			
Дифференцирующие синтаксоны сигма-ассоциации <i>Carici membranaceae—Dryadeto integrifoliae—Oxytropidi wrangelii—Dryadeto integrifoliae typicoso</i>									
Асс. <i>Carici membranaceae—Dryadetum integrifoliae</i>	2а	2б	+	.	.	.	III <sup>+-3б</sup>	IV <sup>+-</sup> <sub>3б</sub>	++
Асс. <i>Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae</i>	2а	г	2б	.	+	.	II <sup>г-3а</sup>	IV <sup>г-</sup> <sub>3а</sub>	++
Асс. <i>Equisetum borealis</i> вик. <i>Polemonium acutiflorum</i>	2а	1	2б	.	.	.	II <sup>+-2б</sup>	IV <sup>+-</sup> <sub>2б</sub>	
Асс. <i>Carici lugentis—Hylocomietum alaskani</i> вар. <i>inops</i>	2а	2б	.	.	.	.	II <sup>+-3б</sup>	II <sup>+-3б</sup>	
Дифференцирующий синтаксон сигма-ассоциации <i>Salici rotundifoliae—Oxytropideto wrangelii typico—Oxytropidi wrangelii—Dryadeto integrifoliae typicoso</i>									
Асс. <i>Salici rotundifoliae—Oxytropidetum wrangelii</i> фац. <i>typica</i>	.	2а	.	4	2б	2б	II <sup>2а-4</sup>	+ <sup>2а</sup>	V <sup>2б-</sup> <sub>4</sub>
Константный синтаксон сигма-союза <i>Oxytropidi wrangelii—Dryadeto integrifoliae typica</i>									

Асс. <i>Oxytropidi wrangelii</i> – <i>Dryadetum integrifoliae</i> фац. <i>typica</i> Прочие синтаксоны	3а	3б	4	2б	4	4	V <sup>2а-5</sup>	V <sup>3а-5</sup>	V <sup>2а-5</sup>
Асс. <i>Salici rotundifoliae</i> – <i>Oxytropidetum wrangelii</i> фац. <i>Salix glauca</i> subsp. <i>callicarpaea</i>	.	.	.	.	.	.	Г <sup>+,3а</sup>	++	+ <sup>3а</sup>

**7.2. Анализ фитоценозов, входящих в сигма-синтаксоны.** Число синтаксонов в диагностических группах четырех сигма-ассоциаций варьирует от двух до пяти, максимальное общее число синтаксонов в фитоценозах – семь. Наиболее высокий уровень видового богатства (266 таксонов) установлен для сигма-асс. *Meesio triquetris*–*Cariceto stantis sarmentoso*–*Salici pulchrae*–*Cariceto lugentoso*, что связано с экологически разнокачественными синтаксонами, входящими в состав этого сигма-синтаксона. Самый низкий уровень видового богатства (122 таксона) – в сигма-асс. *Salici rotundifoliae*–*Oxytropidetum wrangelii typico*–*Oxytropidi wrangelii*–*Dryadeto integrifoliae typicoso*, в которой сообщества формируются на геохимически однотипных субстратах и принадлежат одному синтаксономическому порядку. Высокие величины (0.801–0.970) меры однородности дифференциации установлены для большинства сигма-ассоциаций, что является показателем выравнивания площадей сообществ, входящих в фитоценозы. Анализ экологического пространства (метод PCA) показал, что важными факторами, определяющими варьирование растительности в фитоценозах, являются нивальность, степень обводненности грунтов, но в ряде случаев на первое место выходит фактор химизма субстрата (карбонатность-некарбонатность). Следующие по значимости факторы – степень проточности, гранулометрический состав. Невысокая величина вклада первых трех факторов (менее 50 %) в полную дисперсию определяется наличием нескольких (5–6) факторов среды, определяющих структуру, сложение и другие параметры фитоценозов.

**7.3. Типологическая контрастность фитоценозов.** Высокие в целом (0.81–1.00) величины коэффициента классификационной дифференциации отражают различия между элементами фитоценозов, преимущественно, на уровне порядков и классов синтаксономической системы. Это соответствует высокой контрастности экологических условий в фитоценозах.

**7.4. Синтаксоны в сигма-синтаксонах. Анализ сигма-синоптической таблицы.** По показателю встречаемости синтаксонов в сигма-синтаксонах наибольшее число встреч – у

асс. *Salici polaris–Caricetum podocarpae* (26 из 53). Другой важный показатель – частота встреч синтаксона в одной сигма-ассоциации. Здесь на первое место выходят синтаксоны зональных позиций, в частности, асс. *Carici lugentis–Hylocomietum alaskani* вар. *typicum*, асс. *Salici polaris–Sanionietum uncinatae* и асс. *Oxytropidi wrangelii–Dryadetum integrifoliae* фац. *typica* (балл встречаемости всех – III). Преобладают сигма-синтаксоны с относительно низким отношением числа синтаксонов диагностической группы к общему числу синтаксонов (0.30–0.60), что отражает неустойчивость в арктических тундрах состава тех или иных ТЕРП. Анализ сигма-синоптической таблицы показал, что многие синтаксоны одновременно входят в диагностические группы разных сигма-синтаксонов. Это – предпосылка формирования викарирующих сигма-синтаксонов, различающихся константными синтаксонами. Викаризм проявляется не в полном замещении одним сигма-синтаксоном другого, а только в частичном, когда при смене зонального или высотно-поясного положения оба сигма-викарианта продолжают сосуществовать в одной зональной полосе или высотной ступени, а затем – по мере изменения широтного или высотного положения – один из них выпадает.

**7.5. Структуры растительного покрова в условиях климатического тренда.** Предложен прогноз (качественная модель) изменений структуры растительного покрова при наблюдающейся в настоящее время климатической тенденции на острове Врангеля – усиливающейся малоснежности зим. При такой тенденции в дальнейшем будет возрастать типологическая контрастность типов структур, состоящих из многократно повторяющегося модуля неоднородности – прекомплексов, комплексов, преташетов, формирующихся в настоящее время на плакорных позициях и покатых шлейфах. В других типах структур – экологических рядах и вариациях – будет уменьшаться типологическая контрастность. Отдельные звенья таких структур будут образовывать мозаики, между элементами которых отсутствует сукцессионная или какая-либо другая связь.

**7.6. Фитоценохора как ячейка растительного покрова.** Предложена концепция фитоценохоры, в основу которой положен ряд биогеографических правил (предварения, смены стадий, выравнивания среды и другие). Проявление этих последних можно видеть не только на широтном градиенте, но и внутри таких территориальных образований, как катена (Мордкович, 2005). Фитоценохора представляет собой эволюционно-динамическое образование, своеобразный инструмент сохранения или консервации вида и синузии в условиях медленных (вековых) изменений физико-географических условий (климатических, геоморфологических). Фитоценохора – это ячейка растительного покрова, в которой вид или синузия при смене условий среды могут на одном местоположении найти более благоприятные условия, чем на другом. Смена позиций вида в пределах фитокатены особенно ярко проявляется при

изменении гидро-климатической обстановки: так, в частности, при уменьшении нормы снегонакопления происходит уменьшение проективного покрытия видов-хионофитов в средней части склонов (вплоть до выпадения их из покрова) и увеличение его в нижней их части, где накапливаются большие массы снега. При этом смена местоположений рассматривается (Чернов, 1975) как сохранение условий, соответствующих требованиям вида.

## Глава 8. Особенности зональной дифференциации растительности

**8.1. Зональность растительности на основе синтаксонов.** Синтаксономический спектр явился основой для отграничения разных зональных подразделений друг от друга. Выделено четыре низших единицы зонального деления – варианты: северный – типичных тундр, южный и северный – арктических тундр, южный – полярных пустынь. Для трех из них (кроме южного варианта арктических тундр) дифференцирующие группы включают по два–три синтаксона зональных местоположений: для северного варианта типичных тундр это асс. *Brachythecio salebrosi–Salicetum glaucae* субасс. *caricetosum lugentis* и субасс. *salicetosum polaris*, северного варианта арктических тундр – асс. *Salici rotundifoliae–Oxytropidetum wrangelii* фац. *typica* и асс. *Pseudephebeo pubescentis–Bryocauletum divergentis* вар. *typicum*, для южного варианта полярных пустынь – асс. *Cladino arbusculae–Luzuletum nivalis*, асс. *Oncophoro wahlenbergii–Deschampsietum borealis* субасс. *racomitrietosum lanuginosi* и субасс. *petasitetosum frigidum*. Дифференцирующие группы северной и южной зональной полосы – существенно больше (4 и 8 синтаксонов соответственно). Также установлены дифференцирующие группы синтаксонов для систем высотной поясности, «пьедестал» которых расположен в трех зональных вариантах тундровой зоны. Для системы высотной поясности северных типичных тундр дифференцирующие синтаксоны первой горной ступени – те же, что и для равнинной (асс. *Carici lugentis–Hylocomietum alaskani* вар. *typicum*, асс. *Oxytropidi wrangelii–Dryadetum integrifoliae* фац. *Arctagrostis arundinacea* и другие). В системе высотной поясности южного варианта подзоны арктических тундр особое значение имеют асс. *Oxytropidi czukoticae–Salicetum phlebophyllae* субасс. *oxytropidetosum wrangelii* и асс. *Saxifrago oppositifoliae–Oxytropidetum gorodkovii* субасс. *salicetosum rotundifoliae*, отделяющие первую и вторую горные ступени от равнинной. В первой горной ступени северного варианта арктических тундр дифференцирующими являются два синтаксона: асс. *Salici rotundifoliae–Oxytropidetum wrangelii* фац. *typica* и асс. *Oncophoro wahlenbergii–Deschampsietum borealis* субасс. *racomitrietosum lanuginosi*. Проведена диагностика зональных полос и по присутствию–отсутствию синтаксонов интразональных местоположений: влажных, нивальных, пойменных и других. Выявлены две группы синтаксонов, различающиеся по приуроченности синтаксонов к зональным или интразональным местопо-

ложениям: 1) в более южных вариантах отмеченные на зональных позициях, а севернее на них отсутствующие (асс. *Artemisio tilesii–Deschampsietum borealis* субасс. *typicum*), 2) в более южных вариантах занимающие интразональные позиции, а севернее – зональные (асс. *Salici rotundifoliae–Oxytropidetum wrangelii* фац. *typica*, асс. *Oncophoro wahlenbergii–Deschampsietum borealis* субасс. *petasitetosum frigidum* и другие). Установлены различия между зональными вариантами и по ряду других показателей. В южном варианте зоны полярных пустынь – наименьшее число синтаксонов на зональных позициях (4), а также в поймах (2). Кроме того, в этом варианте – низкие величины несходства между синтаксонами (43.7), индекса разнообразия через среднее число видов в описании (5.9), параметра  $b_1$  в регрессионном уравнении «число видов-площадь» – 1.17; покрытие сосудистых растений не превышает 20 %. Для этого варианта характерно значительное варьирование проективного покрытия мхов ( $C_v = 0.6–0.7$ ) и общего проективного покрытия ( $C_v = 0.4–0.5$ ), низкая величина (49.9 г/м<sup>2</sup>) надземной массы сосудистых растений. В составе широтно-географических групп наиболее высока доля арктических (61.4 %) и значительно меньше суммарная доля гипоарктических и бореальных (3.8 %) видов. Для сообществ зональных местоположений характерен спорадично-пятнистый тип структуры. В северном варианте типичных тундр – большое число синтаксонов на южных склонах (17). Здесь существенно выше и все другие показатели: несходства между синтаксонами – 55.1, индекса разнообразия – 9.5, параметра  $b_1$  – 3.07, покрытия сосудистых растений (до 60 %). Отмечена высокая доля видов гипоарктической фракции (10.8 %), преобладает нерегулярно-мозаичный тип структуры, относительно высока масса сосудистых растений (89.9 г / м<sup>2</sup>). Южный и северный варианты арктических тундр имеют величины показателей, отличные как от полярных пустынь, так и подзоны типичных тундр. Близкие величины таких показателей, как проективное покрытие всех групп растений, надземная масса сосудистых растений, спектр широтно-географических групп и некоторые другие, позволяют объединить два более южных и два более северных варианта в две полосы – южную и северную.

**8.2. Особенности зонального деления острова Врангеля.** В разделе обсуждается вопрос важности и приоритета зональных границ разного ранга. При решении этого вопроса возможна альтернатива: либо наиболее важной и значимой является граница, отделяющая южный вариант полярных пустынь от северного варианта арктических тундр, либо – граница, разделяющая северный и южный вариант арктических тундр.

**8.3. Зональность растительности на основе сигма-синтаксонов.** Использование критерия преобладающих сигма-синтаксонов и карты растительности позволили получить схему зональной дифференциации растительности (рис. 10), близкую той, что получена на

основе синтаксонов. Для разных зональных подразделений методом табличной обработки подобраны сигма-синтаксоны, объединенные в дифференцирующие группы.

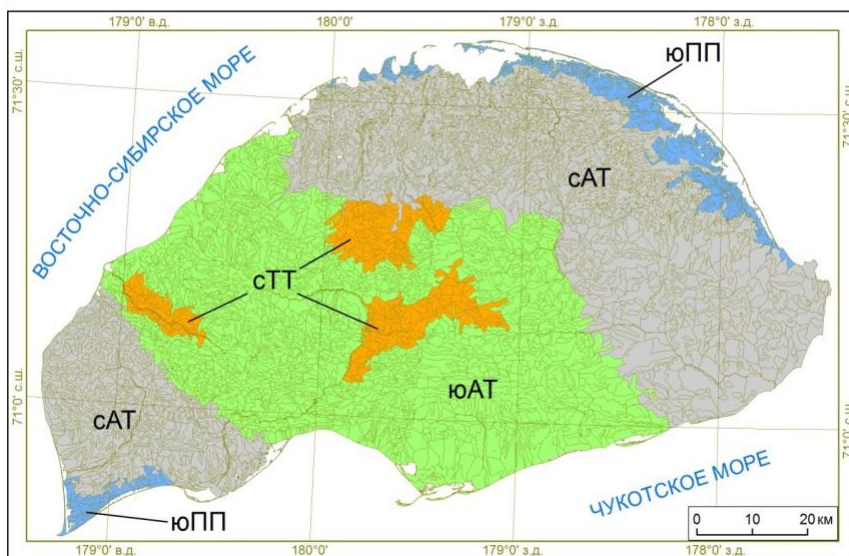


Рис. 10. – Схема зональности на основе сигма-синтаксонов.

Зональные варианты: сТТ – северные типичные тундры; юАТ – южные арктические тундры; сАТ – северные арктические тундры; юПП – южные полярные пустыни. Сохранена контуровка карты растительности

Северный вариант типичных тундр дифференцируют 2 сигма-типа: *Carici lugentis–Hylocomietum alaskaniinops–Salicetum glaucae caricetosum* и *Brachythecio–Salicetum glaucae cariceto–Brachythecio–Salicetum glaucae salicetosum*. Для южного варианта арктических тундр таких сигма-синтаксонов больше всего – 16, причем часть из них одновременно дифференцирует южную зональную полосу. Среди них преобладают сигма-синтаксоны с господством дриадовых или осоково-моховых тундр: это сигма-ассоциации *Saxifrago–Luzuleto confusae typicoso–Parryo–Dryadeto punctatae typicoso*, *Salici rotundifoliae–Oxytropideto wrangelii typico–Oxytropidi wrangelii–Dryadeto integrifoliae typicoso*, *Carici lugentis–Hylocomieto alaskani inopso–Cariceto lugentis–Hylocomieto alaskani typicoso* и другие. Северный вариант арктических тундр отделяется от других шестью сигма-типами, во многих из которых константным синтаксоном является асс. *Salici polaris–Sanionietum uncinatae*. Для варианта полярных пустынь дифференцирующим явился один сигма-тип – *Arctophiletum fulvae–Oncophoro–Deschampsietum borealis racomitrietoso*. Для всех зональных вариантов есть своя дифференцирующая группа типов структур: для северного варианта типичных тундр – прекомплексы куртинно-пятнистые, для южного варианта арктических – комплексы бугристые и неясно-полосчатые, для северного варианта арктических тундр – прекомплексы полигональные, для южного варианта полярных пустынь – мозаики пятни-

стые и фоново-дырчатые. Для южной зональной полосы отмечен более высокий разброс величин типологической контрастности (ККД = 0.62–0.90 для южной полосы и 0.73–0.77 – для северной), меньшие средние величины площадей контуров фитоценохор (5.0–10.0 км<sup>2</sup> и более 15 км<sup>2</sup>), большой диапазон степени расчлененности контуров (КР = 1.11–2.70 и 1.78–2.46) по сравнению с северной. Относительно сложные и вытянутые по форме контуры фитоценохор ( $J_d = 16.40$ ,  $J_{во} = 0.250–0.340$ ) установлены для варианта южных арктических тундр.

На основе критерия дифференцирующих сигма-синтаксонов, типов структур и аналитических характеристик фитоценохор выявлены основные признаки первой горной ступени южного варианта арктических тундр. Эта ступень отделена от равнинной сигма-ассоциациями *Saxifrago firmae–Luzuletum confusae polytrichastretosum—Salicetum phlebophyllae ditrichetosum* и *Salicetum phlebophyllae ditrichetosum—Umbilicarietum proboscidetoso*. Дифференцирующими типами структур для этой ступени являются совокупности рядов, мозаики разного типа, преташеты и прекомплексы. Здесь отмечен меньший разброс степени типологической контрастности (ККД = 0.77–0.81), величин КР (1.62–1.77), приближение формы контуров к овальной или округлой ( $J_{во} = 0.460–0.490$ ) по сравнению с соответствующими показателями равнинной ступени.

**8.4. Некоторые теоретические проблемы зональности растительности.** Рассмотрены вопросы направления границ зональных категорий в островных арктических территориях с горным рельефом. Взаимно параллельное и широтное (субширотное) следование границ отражает соответствие зон растительности термическим поясам. На острове Врангеля границы зональных категорий – зон, подзон и вариантов – часто имеют субширотную, а иногда – и меридиональную направленность. Диагональное и меридиональное следование границ в горных островных территориях подчеркивает зависимость растительности не только от климата, но также от горных пород и рельефа, которые в ряде случаев имеют решающее значение. На острове Врангеля проявляется инверсия зональных вариантов, в частности, расположение полярных пустынь на крайнем юго-западе, к югу от зональных вариантов тундровой зоны, что определяется охлаждающим влиянием моря, скоплением льда в прилегающих участках морской акватории и постоянными туманами.

## ВЫВОДЫ

1. Совокупность синтаксонов, выявленных для изученной территории, включает 29 ассоциаций, 1 тип сообществ, 18 субассоциаций, 8 вариантов, 5 фаций. Часть ассоциаций отнесена к 9 ранее описанным в литературе классам, 12 порядкам и 13 союзам. Своеобразие растительности острова подчеркивается 25 новыми синтаксонами ранга ассоциаций, субас-

социаций и вариантов. Общее число характерных видов в дифференцирующих группах синтаксонов – 157 на 29 ассоциаций и 1 тип сообществ.

2. Высотный оптимум большей части синтаксонов находится гипсометрически выше на склонах южной, чем на склонах северной экспозиции. Установлено, что варьирование мощности снега на величину 5–20 см не влияет на типологический состав растительности местоположений с большой мощностью снежного покрова.

3. Наибольшее число синтаксонов присуще щебнисто-мелкоземистым грунтам при диаметре полигонов от 40 до 90 см.

4. Сообщества многих синтаксонов формируются на почвах с нейтральной или слабокислой реакцией среды, что определяется выщелачивающим действием талых вод.

5. Предложена концепция сопряженного формирования структурных грунтов и растительности, в соответствии с которой инициаторами формирования структурных грунтов являются трещины усыхания, которые далее развиваются по морозобойному типу с поселяющейся в них растительностью.

6. На модельной карбонатной катене выявлена стохастическая связь растительности с комплексом факторов среды: генетическими типами поверхностных отложений, фракциями гранулометрического состава, почвенным увлажнением, мощностью снежного покрова.

7. Наибольшие величины надземной фитомассы в подзоне арктических тундр отмечены для дриадовых, а наименьшие – для ивняковых сообществ.

8. В сообществах арктических тундр острова преобладают синузии мхов и трав. Наиболее сильные связи установлены между видами растений в синузиях фитоценозов, состоящих из двух звеньев, при увеличении числа звеньев до пяти эти связи ослабевают. В большинстве синузий арктических тундр острова Врангеля выявлена отрицательная связь между видами, но в ряде случаев наблюдается и положительная. Последняя проявляется в условиях сильной нарушенности субстратов, обычно – при интенсивных криогенных смещениях грунтов.

9. Для местоположений фитоценозов зональных и оро-зональных позиций отмечена невысокая интенсивность эрозионных процессов, что подтверждено низкими величинами коэффициентов расчленения, более высокими – для фитоценозов интразональных местоположений. Большинству контуров фитоценозов свойственна форма, приближающаяся к округлой, что указывает на невысокую интенсивность стока и переноса твердого вещества; в этом случае формируются разного типа прекомплексы и комплексы.

10. Фитоценозам зональных позиций присуща меньшая внутренняя типологическая контрастность, а интразональных – бóльшая. Низкая величина типологической контрастности отмечена для такого типа структуры как вариации, высокая – для экологических рядов и

мозаик. В фитоценозах зональных местоположений всегда есть фоновый элемент, для большинства фитоценозов интразональных позиций установлено примерное равенство площадей их элементов. При наличии фонового элемента преобладают вариации и ташеты, часто – с широкими экотонными зонами между элементами.

11. При ведущем значении фактора теплообеспеченности формируются сложные мозаики ступенчатого или пятнистого типа, элементами которых являются прекомплексы. При больших различиях мощности снега и величин водозапаса образуются экологические ряды, вариации или мозаики ступенчатого типа. Воздействие различных мерзлотных процессов приводит к образованию нескольких типов прекомплексов и комплексов. Различия в реакции среды торфянистого и гумусового горизонтов определяют порядок расположения в пространстве сообществ в экологических рядах, вариациях и ташетах.

12. Сигма-продромус острова Врангеля включает 13 сигма-ассоциаций и 40 сигма-типов, отнесенных к 9 сигма-союзам и 21 предварительной группе (ранга сигма-союза). Преобладают сигма-синтаксоны с относительно низким отношением числа синтаксонов диагностической группы к общему числу синтаксонов, что отражает неустойчивость в арктических тундрах состава тех или иных ТЕРП.

13. Вероятные изменения (уменьшение) мощности и длительности залегания снега могут привести в одних случаях к усилению типологической контрастности в структурах растительного покрова, а в других – к ее ослаблению.

14. Растительный покров острова Врангеля представлен сообществами арктических тундр, а также – типичных тундр и полярных пустынь. На основе диагностических блоков синтаксонов выделено четыре зональных варианта: южный вариант зоны полярных пустынь, северный и южный варианты подзоны арктических тундр и северный вариант зоны типичных тундр. Ряд параметров (число синтаксонов на зональных позициях, величины несходства между синтаксонами, индекс разнообразия, горизонтальная структура) позволяют отделить тундровую зону от зоны полярных пустынь, и, кроме того, подтвердить единство подзоны арктических тундр, состоящей из двух вариантов. Близкие величины других параметров (проективное покрытие всех групп растений, надземная фитомасса сосудистых растений, спектр широтно-географических групп видов) позволяют объединить два более южных и два более северных варианта в две полосы – южную и северную.

15. Все зональные варианты различаются дифференцирующими группами сигма-синтаксонов. Наибольшее их число (16) – в южном варианте подзоны арктических тундр, наименьшее (1) – в полярных пустынях. Для южного варианта арктических тундр отмечен более высокий разброс величин типологической контрастности, большой диапазон степени расчлененности контуров по сравнению с северным. Для горной растительности по сравне-

нию с равнинной отмечена меньшая типологическая контрастность и меньшие величины коэффициента расчленения.

16. На острове Врангеля границы зональных категорий – зон, подзон и вариантов – часто имеют субширотную, а иногда – и меридиональную направленность. Это отражает наиболее общую закономерность растительного покрова – обусловленность его не только термическими различиями, но также рельефом, горными породами и другими факторами. Проявляется инверсия зональных вариантов, в частности, расположение полярных пустынь на крайнем юго-западе, к югу от зональных вариантов тундровой зоны, что определяется охлаждающим влиянием моря, скоплением льда в прилегающих участках морской акватории и постоянными туманами.

### **Список основных работ, опубликованных по теме диссертации**

#### **Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ для защиты докторских диссертаций**

**Холод, С. С.** Фитокатены в растительном покрове горных территорий (на примере тундровой зоны Северо-Востока СССР) / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1991а. – Т. 76. – № 1. – С. 42-51.

**Холод, С. С.** Классификация фитокатен горных склонов Центральной Чукотки. Морфологический аспект / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1991б. – Т. 76. – № 9. – С. 1239-1249.

**Холод, С. С.** Роль снежного покрова в дифференциации растительности южной части острова Врангеля. Ценогический уровень / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1993а. – Т. 78. – № 1. – С. 45-58.

**Холод, С. С.** Структуры растительного покрова острова Врангеля как отражение ландшафтной обстановки и ее исторических изменений / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1993б. – Т. 78. – № 5. – С. 49-60.

**Холод, С. С.** Сложение и условия формирования неоднородного растительного покрова горных тундр Лапландского заповедника (Кольский полуостров) / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79. – № 9. – С. 73-86.

Walker, D. A. Toward a new arctic vegetation map: a review of existing maps / D. A. Walker, C. Bay, F. J. A. Daniels, E. Einarsson, A. Elvebakk, B. E. Johansen, A. Kapitsa, **S. S. Kholod**, D. F. Murray, S. S. Talbot, B. A. Jurtsev, S. C. Zoltai // Journal of Vegetation Science. – 1995. – V. 6. № 3. – P. 427–436.

**Холод, С. С.** Экотоны в растительном покрове арктического склона Чукотского нагорья / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81. – № 6. – С. 72-84.

**Холод, С. С.** Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 1. Цельнопокровные кустарничково-травяно-моховые (сфагновые) тундры / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82. – № 8. – С. 48-62.

**Холод, С. С.** Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 2. Пятнистые кустарничково-травяно-моховые (зеленомошные) тундры / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1998 а. – Т. 83. – № 6. – С. 10-22.

**Холод, С. С.** Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 3. Эволюционный аспект / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 1998 б. – Т. 83. – № 7. – С. 66-76.

**Холод, С. С.** Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 1. Подходы к исследованию / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 2000 а. – Т. 85. – № 4. – С. 45-55.

**Холод, С. С.** Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 2. Ряды в ивняково-моховых тундрах / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 2000 б. – Т. 85. – № 5. – С. 49-62.

**Холод, С. С.** Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 3. Моделирование ценотических перестроек при флуктуациях климата / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 2000 в. – Т. 85. – № 9. – С. 56-66.

Walker, D. A. The Circumpolar Arctic Vegetation Map / D. A. Walker, M. K. Raynolds, F. J. A. Daniels, E. Einarsson, A. Elvebakk, W. A. Gould, A. E. Katenin, **S. S. Kholod**, C. J. Markon, E. S. Melnikov, N. G. Moskalenko, S. S. Talbot, B. A. Yurtsev // Journal of Vegetation Science. – 2005. – V. 16. – P. 267–282.

**Холод, С. С.** Лишайники острова Врангеля: активность и экотопическое распределение видов / **С. С. Холод**, М. П. Журбенко // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90. – № 9. – С. 1329-1367.

**Холод, С. С.** Анализ распределения сосудистых растений на габбро-амфиболитах горного массива Рай-Из (Полярный Урал) / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 2006. – Т. 91. – № 8. – С. 1157-1187.

**Холод, С. С.** Высотно-поясное и энтопическое распределение сосудистых растений на гипербазитах Полярного Урала / **С. С. Холод** // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92. – № 9. – С. 1289-1319.

Kazmin, V. D. Current state of forage resources and feeding of reindeer (*Rangifer tarandus*) and musk oxen (*Ovibos moschatus*) in the arctic tundras of Wrangel island / V. D. Kazmin, S. S. Kholod, S. B. Rosenfeld, B. D. Abaturov // *Biology Bulletin*. – 2011. – Т. 38.– № 7.– С. 747-753.

Казьмин, В. Д. Современное состояние кормовых ресурсов и питание северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) в арктических тундрах острова Врангеля / В. Д. Казьмин, С. С. Холод, С. Б. Розенфельд, Б. Д. Абатуров // *Зоологический журнал*. – 2011. – Т. 90. – № 3. – С. 377-384.

Kholod, S. Vegetation of Lappland reserve and human impact / S. Kholod, T. Yurkovskaya // *Colloques Phytosociologiques*. – 2013. – XXIX. Stelvio '70. – P. 297-303.

Холод, С. С. Растительность острова Врангеля на градиенте увлажнения / С. С. Холод // *Ботанический журнал*. – 2013а. – Т. 98. – № 7. – С. 828-847.

Холод, С. С. Зональность в растительном покрове острова Врангеля: синтаксономический подход / С. С. Холод // *Растительность России*. – 2013б. – № 23. – С. 89-121.

Холод, С. С. Растительность и структурные грунты Арктики / С. С. Холод // *Теоретическая и прикладная экология*. – 2014а. – № 1. – С. 35–39.

Холод, С. С. Что отражают индексы бета ( $\beta$ )-разнообразия в арктических тундрах? / С. С. Холод // *Ботанический журнал*. – 2014б. – Т. 99. – № 1. – С. 102-121.

Казьмин, В. Д. Кормовые ресурсы арктических тундр о. Врангеля и их использование северным оленем (*Rangifer tarandus*) и овцебыком (*Ovibos moschatus*) / В. Д. Казьмин, С. С. Холод. – *Бюллетень Моск. общества испытателей природы. Отдел биологический*. – 2014. – Т. 119. – Вып. 2. – С. 14-28.

Холод, С. С. Синузии в территориальных единицах растительного покрова арктических тундр / С. С. Холод // *Ботанический журнал*. – 2015а. – Т. 100. – № 2. – С. 81-113.

#### Разделы в коллективных монографиях

Катаева, М. Н. Дифференциация растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях / М. Н. Катаева, С. С. Холод // *Проблемы экологии растительных сообществ Севера*. – СПб: ООО «ВВМ», 2005. – С. 352-391.

Холод, С. С. Структура растительного покрова и карта растительности окрестностей бухты Сомнительной / С. С. Холод // *Арктические тундры острова Врангеля. Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова (Материалы ботанического полустационара «Бухта Сомнительная» 1984–1988 гг.)*. – СПб.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 1994. – Вып. 6. – С. 99-135.

Холод, С. С. Дистанционные методы оценки естественного состояния растительного покрова тундровой зоны и его нарушений на региональном и ландшафтном уровнях

/ **С. С. Холод** // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. – СПб., 1995б. – С. 42-51.

**Холод, С. С.** Использование картографических методов и материалов при изучении антропогенной динамики растительности Севера / **С. С. Холод**, И. И. Паянская-Гвоздева // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. – СПб., 1995б. – С. 88-91.

#### **Публикации в ежегодниках, других периодических изданиях и сборниках**

**Холод, С. С.** Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты / **С. С. Холод** // Геоботаническое картографирование 1988. – Л.: Наука, 1988. – С. 28-38.

**Холод, С. С.** Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова (на примере арктической тундры о. Врангеля) / **С. С. Холод** // Геоботаническое картографирование 1989. – Л.: Наука, 1989а. – С. 61-71.

**Холод, С. С.** Опыт создания крупномасштабной корреляционной хионо-геоботанической карты ключевого участка арктической тундры / **С. С. Холод** // Геоботаническое картографирование 1991. – СПб.: Наука, СПб. отделение, 1992. – С. 33-46.

**Холод, С. С.** Крупномасштабное картирование растительности катен субарктической тундры / **С. С. Холод** // Геоботаническое картографирование 1993. – СПб.: Наука, 1995а. – С. 3-21.

**Холод, С. С.** Классификация растительности острова Врангеля / **С. С. Холод** // Растительность России. – 2007а. – № 11. – С. 3-135.

**Холод, С. С.** К созданию карты растительности заповедника «Остров Врангеля» / **С. С. Холод** // Природа острова Врангеля: современные исследования: сборник научных трудов. – СПб.: Астерион, 2007б. – С. 59-102.

**Холод, С. С.** Растительность и мерзлотные формы рельефа на острове Врангеля / **С. С. Холод** // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2014а. – Вып. 62. – С. 241-313.

**Холод, С. С.** Фитоценохоры подзоны арктических тундр: картографический метод исследования / **С. С. Холод** // Геоботаническое картографирование 2015. – СПб.: Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН, 2015в. – С. 120-143.

**Холод, С. С.** Сигма-синтаксоны острова Врангеля / **С. С. Холод** // Растительность России. – 2016. – № 29. – С. 101-128.

**Холод, С. С.** Современное состояние и перспективы геоботанического картографирования в Ботаническом институте РАН / **С. С. Холод**, Т. К. Юрковская // Геоботаническое картографирование 1992. – СПб.: Наука, 1994. – С. 3-20.

Казьмин, В. Д. Материалы по надземной фитомассе растительного покрова на острове Врангеля / В. Д. Казьмин, **С. С. Холод** // Природа острова Врангеля: современные исследования. Сборник научных трудов. – СПб.: Астерион, 2007. – С. 182-209.

### **Карты**

CAVMTeam. Circumpolar Arctic Vegetation Map. Scale 1:7 500 000. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Map. – Anchorage, Alaska.U.S.: Fish and Wildlife Service, 2003. [W. A. Gould, L. C. Bliss, S. A. Edlund, G. A. Ananjeva, D. S. Drozdov, A. E. Katenin, **S. S. Kholod**, L. A. Konchenko and others] – No.1.

Лапландский государственный природный заповедник. Восточная часть. Растительный покров: карта / В. Ю. Нешатаев, А. А. Добрыш, Н. Ю. Нацваладзе, **С. С. Холод**, Т. К. Юрковская // Карта м-ба 1 : 50 000. –ТАСИС, ЕЭС, 2008.– 2 листа.

**Холод, С. С.** Карта растительности государственного природного заповедника «Остров Врангеля». Пояснительный текст и легенда к карте / **С. С. Холод**. – СПб.: Астерион, 2015б. – 56 с. + 1 карта.